Bruno Augusto Souza de Medeiros

Análise filogenética e revisão sistemática do gênero *Anchylorhynchus* Schoenherr, 1836 (Curculionidae: Derelomini), com o uso de caracteres morfológicos contínuos e discretos

Phylogenetic analysis and systematic revision of the genus *Anchylorhynchus* Schoenherr, 1836 (Curculionidae: Derelomini), using discrete and continuous morphological characters

São Paulo

2011

Bruno Augusto Souza de Medeiros

Análise filogenética e revisão sistemática do gênero
Anchylorhynchus Schoenherr, 1836 (Curculionidae:
Derelomini), com o uso de caracteres morfológicos
contínuos e discretos

Phylogenetic analysis and systematic revision of the
genus *Anchylorhynchus* Schoenherr, 1836
(Curculionidae: Derelomini), using discrete and
continuous morphological characters

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biociências da Universidade de
São Paulo, para a obtenção de Título
de Mestre em Ciências Biológicas,
na Área de Zoologia.

Orientador(a): Sergio Antonio Vanin

Versão corrigida. A versão original se encontra depositada na biblioteca do Instituto
de Biociências - USP

São Paulo

2011

Ficha Catalográfica

Medeiros, Bruno Augusto Souza de
Análise filogenética e revisão
sistemática do gênero *Anchylorhynchus*
Schoenherr, 1836 (Coleoptera:
Curculionidae), com o uso de caracteres
morfológicos contínuos e discretos.
328 p.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Zoologia.

1. Sistemática 2. Curculionidae 3.
Filogenia I. Universidade de São Paulo.
Instituto de Biociências. Departamento de
Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. José Ricardo Miras Mermudes

Prof. Dr. Silvio Shigueo Nihei

Prof. Dr. Sergio Antonio Vanin
Orientador

*Ao meu avô Tupinangé,
de quem muito mais do que genes,
herdei a avidez por conhecimento.*

O que vem a ser originalidade? Seria ver alguma coisa que ainda não tem nome, que ainda não pode ser mencionada, ainda que toda a gente a tenha debaixo dos olhos. Assim como são normalmente os homens, é somente com o nome que a coisa começa a tornar-se visível. Os originais, geralmente, foram também os que deram os nomes.

Friedrich Nietzsche. A Gaia Ciência
(trad. Jean Melville)

Agradecimentos

Em primeiro lugar, agradeço a meus pais por tudo que fizeram até hoje. É graças a seus sacrifícios que tive condições de chegar até aqui.

O grande responsável por todas as qualidades que este trabalho possa ter é meu orientador, Dr. Sergio Antonio Vanin. Desde que nos conhecemos ainda na disciplina de sistemática e biogeografia, esteve sempre disposto a me dar seus valiosos conselhos e resolver minhas dúvidas.

Também agradeço à Tauana. Além de todo o seu carinho e do suporte nos momentos difíceis, teve participação direta na revisão do trabalho e na confecção dos mapas de distribuição.

Aos colegas e vizinhos laboratório (Alípio, Daniele, Flávio, João, José, Lina, Rafael e Sabrina) por todos os cafés e conversas. Em especial João P. P. P. Barbosa, pelas discussões sobre paisagem; Flávio U. Yamamoto, pelas fotos de *Anchylorhynchus aegrotus* e Sabrina O. Jorge, por me ajudar a gravar a estridulação de *Anchylorhynchus*. Aos auto-intitulados Nerds (grupo de estudos sobre evolução em R: Daniel C. da Silva, Luiz H. M. Fonseca, Alexandre Zuntini e Anselmo Nogueira), pelas horas de nerdice compartilhada que me deram base para tentar ir além do básico nas análises cladísticas.

Aos botânicos que cederam parte de seu tempo para identificar as plantas de interesse deste zoólogo: Leonardo Borges e Amauri C. Marcato. Ao Dr. Larry Noblick, por me enviar seus artigos sobre a taxonomia de *Syagrus*.

Às pessoas e instituições que permitiram minhas viagens de campo: Dra. Gladys F. A. M. de Pinna, por permitir a presença de um penetra na excursão de seu laboratório de anatomia vegetal; Renata Cassimiro, Dr. Marlon Machado, Diego Mañas e Michelle Bueno, pela

companhia durante a mesma excursão e ajuda com as coletas; Dra. Simone P. Rosa por custear a viagem à Chapada dos Guimarães, juntamente com Flávia Fernandes e Laura Prado pela companhia e ajuda com as coletas; Fabiano Albertoni e Mônica Ulysséa, por me receberem em Florianópolis e Livia Dorneles, então mestrande na UFSC, por me permitir usar os andaimes de sua pesquisa para ter acesso às flores de palmito; Dr. Pedro Gnaspini Netto, por me ajudar a procurar espécimes de *Anchylorhynchus* nas flores das palmeiras de seu jardim; María Eugenia Peragallo e Ariel Battista, do “Refúgio de Vida Silvestre La Aurora del Palmar”, por me permitirem coletar nessa propriedade e fornecerem a infraestrutura necessária; Pablo, Antonio e Martin de las Heras, por me receberem em sua casa durante minha estadia em Buenos Aires.

Aos curadores e pesquisadores das diversas coleções analisadas neste trabalho: Dra. Analía Lanteri e Dra. M. Guadalupe del Río (Museo de La Plata) e Dr. Diego Carpintero e Dr. Arturo Roig (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”), por me receberem nos respectivos museus e enviarem posteriormente material por correio; Dr. Lothar Zerche (Deutsches Entomologisches Institut), Dr. Germano Rosado Neto (Coleção Entomológica Pe. Jesus S. Moure), Dr. Miguel Monné (Museu Nacional), Dra. Roberta M. Valente e Dr. Orlando Tobias Silveira (Museu Paraense Emílio Goeldi), Dr. Steven W. Lingafelter (National Museum of Natural History) e Dra. Julieta Ledezma (Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado"), por emprestarem o material solicitado; Dr. Lee Herman, por me receber no American Museum of Natural History; Dra. Hélène Perrin, do Museum National d'Histoire Naturelle, por disponibilizar os espécimes-tipos fotografados pelo Dr. José Ricardo M. Mermudes, e o próprio Dr. José Ricardo, por tirar as fotografias e enviá-las para mim.

Aos ecólogos que, além de disponibilizarem material, me forneceram valiosas informações sobre a biologia de *Anchylorhynchus*: Luis A. Nuñez-Avellaneda (Colômbia) e Dra. Ilse Silbauer-Gottsberger (Alemanha).

Àqueles que me forneceram acesso a bibliografia e equipamentos fundamentais: Dr. Ricardo Pinto da Rocha ao equipamento de auto-montagem do seu laboratório no IB-USP; Dra. Cleide Costa ao microscópio equipado com câmera de seu laboratório no Museu de Zoologia-USP; Dra. Simone P. Rosa à câmera fotográfica e tubo de conexão com estereomicroscópio utilizados para tirar a maior parte das medidas apresentadas neste trabalho; Dr. Silvio Nihei pela ajuda com a biogeografia, em especial o fornecimento de mapas, incluindo o das províncias biogeográficas da região Neotropical elaborado por Peter Lowenberg Neto; Dr. Nico M. Franz, por me enviar uma cópia do trabalho de E. Voss, indisponível no Brasil.

Agradeço também ao Dr. Alessandro Barghini, pelo convívio contínuo que me estimula a não perder meu interesse por uma visão mais ampla das Ciências Biológicas.

Finalmente, à FAPESP, por financiar este estudo por meio de uma bolsa de mestrado processo nº 2008/55916-1.

Índice

Introdução Geral	1
Referências	2
Capítulo 1 – Simulações em computador indicam que a pesagem implícita é necessária em análises filogenéticas baseadas em caracteres contínuos	3
Abstract	3
Resumo	4
Introdução	5
As correlações entre caracteres	7
Intervalos	11
Escalonamento e pesagem	11
Homoplasia nos caracteres contínuos	13
Objetivos	15
Materiais e Métodos	15
Aspectos Gerais	15
Simulação 1 – Deriva genética	17
Simulação 2 – Seleção estabilizadora	20
Simulação 3 – Modelo complexo	22
Simulação 4 – Teste de atração de ramos longos	22
Resultados	24
Simulação 1	24
Simulação 2	28
Simulação 3	28
Simulação 4	29
Discussão	30
Robustez das análises filogenéticas a mudanças nos parâmetros	30
A pesagem implícita	33
Acurácia das análises	34
Recomendações para análises reais	35
Conclusão	36
Referências	36
Capítulo 2 – Análise filogenética e revisão sistemática do gênero <i>Anchylorhynchus Schoenherr, 1836 (Curculionidae: Derelomini)</i>	42
Abstract	42
Resumo	43
Introdução	44
História taxonômica do gênero <i>Anchylorhynchus</i>	44
Conhecimento filogenético prévio	46
Observações sobre a biologia	47
Objetivo	48
Materiais e métodos	48
Material utilizado	48
A – Coleções Biológicas	48
B – Novas coletas	49

Análise dos caracteres	49
Delimitação e descrição das espécies	51
Dados sobre biologia e palmeiras hospedeiras	52
Análise filogenética	52
A – Terminais utilizados	52
B – Definição dos caracteres	53
C – Caracteres contínuos	54
D – Parâmetros da análise	54
Biogeografia e associação histórica com as palmeiras	57
Resultados e discussão	60
Filogenia	60
A – Filogenia obtida	60
B – Caracteres utilizados	64
Caracteres contínuos	74
Caracteres discretos	94
Descrição do gênero <i>Anchylorhynchus</i>	145
<i>Anchylorhynchus</i> Schoenherr, 1836	145
Chave para as espécies	152
Descrição das espécies	165
<i>Anchylorhynchus albidus</i> Bondar, 1943	165
<i>Anchylorhynchus</i> sp. nov. 7	169
<i>Anchylorhynchus</i> sp. nov. 9	174
<i>Anchylorhynchus camposi</i> Bondar, 1941	179
<i>Anchylorhynchus amazonicus</i> Voss, 1943	184
<i>Anchylorhynchus</i> sp. nov. 5	189
<i>Anchylorhynchus</i> sp. nov. 2	194
<i>Anchylorhynchus</i> sp. nov. 8	199
<i>Anchylorhynchus</i> sp. nov. 3	203
<i>Anchylorhynchus trapezicollis</i> Hustache, 1940	207
<i>Anchylorhynchus</i> sp. nov. 6	215
<i>Anchylorhynchus minimus</i> Bondar, 1950	219
<i>Anchylorhynchus parvus</i> Fahraeus, 1843	224
<i>Anchylorhynchus tricarinatus</i> Vaurie, 1954	226
<i>Anchylorhynchus bicarinatus</i> O' Brien, 1981	230
<i>Anchylorhynchus</i> sp. nov. 1	235
<i>Anchylorhynchus burmeisteri</i> Faust, 1894	239
<i>Anchylorhynchus tremolerasi</i> Hustache, 1937	244
<i>Anchylorhynchus bicolor</i> Voss, 1943	255
<i>Anchylorhynchus</i> sp. nov. 4	261
<i>Anchylorhynchus bucki</i> Vanin, 1973	266
<i>Anchylorhynchus aegrotus</i> Fahraeus, 1843	270
<i>Anchylorhynchus variabilis</i> Gyllenhal, 1836	276
<i>Anchylorhynchus vittipennis</i> Voss, 1943	284
Associação histórica com as palmeiras hospedeiras.	289
Biogeografia	294
Conclusões	299
Referências	300
<i>Discussão Geral e Conclusões</i>	309
<i>Resumo (Geral)</i>	311
<i>Abstract (general)</i>	312
<i>Anexos</i>	313

Índice de Figuras

Figura 1.1 Exemplo do problema da rotação de caracteres multidimensionais.	9
Figura 1.2 Exemplo de evolução por movimento browniano.	18
Figura 1.3 Função de escolha dos valores da taxa de evolução neutra (σ).	19
Figura 1.4 Exemplo de evolução com seleção estabilizadora modelada pelo processo de Ornstein-Uhlenbeck.	21
Figura 1.5 Filogenia base para a simulação 4.	23
Figura 1.6 Resultados das simulações com 50 caracteres e diversos valores da taxa de evolução neutra (σ).	24
Figura 1.7 Distribuição da distância SPR entre árvores completamente resolvidas de 20 terminais e obtidas ao acaso.	25
Figura 1.8 Resultados das simulação com números variados de caracteres e de taxa de evolução neutra (σ).	26
Figura 1.9 Resultados das simulação com 50 caracteres e taxa de evolução neutra (σ) variando entre caracteres.	27
Figura 1.10 Resultados da simulação recuperando-se as árvores com pesagem implícita, para diversos valores de distorção da árvore (D).	28
Figura 1.11 Resultados das simulações de seleção estabilizadora para diversos valores de força de seleção (α).	29
Figura 1.12 Efeito do comprimento do ramo em matrizes com 200 caracteres.	30
Figura 1.13 Efeito do número de caracteres na inferência de filogenias sem ramos muito curtos.	31
Figura 2.1 Estabilidade das árvores obtidas somente com caracteres discretos.	60
Figura 2.2 Estabilidade das árvores obtidas somente com caracteres contínuos.	60
Figura 2.3 Filogenia obtida com caracteres discretos e $k = 0,75$ (distorção de 30%).	61
Figura 2.4 Filogenia obtida com caracteres contínuos e $k = 3,2$ (distorção de 65%).	61
Figura 2.5 Filogenia obtida com a matriz combinada e $k = 1$ (distorção de 35%).	62
Figura 2.6 Estabilidade das árvores obtidas com a matriz combinada.	63
Figura 2.7 Filogenia obtida com a matriz combinada, incluindo <i>A. parvus</i> .	64
Figura 2.8 Otimização do caráter 1.	74
Figura 2.9 Otimização do caráter 1 quando feita a correção de intercepto.	75
Figura 2.10 Otimização do caráter 2.	76
Figura 2.11 Otimização do caráter 3.	76
Figura 2.12 Otimização do caráter 4.	77
Figura 2.13 Otimização do caráter 5.	77
Figura 2.14 Otimização do caráter 6.	78
Figura 2.15 Otimização do caráter 7.	78
Figura 2.16 Otimização do caráter 8.	79
Figura 2.17 Otimização do caráter 9.	79
Figura 2.18 Otimização do caráter 10.	80
Figura 2.19 Otimização do caráter 11.	80
Figura 2.20 Otimização do caráter 12.	81
Figura 2.21 Otimização do caráter 13.	81
Figura 2.22 Otimização do caráter 14.	82
Figura 2.23 Otimização do caráter 15.	82
Figura 2.24 Otimização do caráter 16.	83
Figura 2.25 Otimização do caráter 17.	83
Figura 2.26 Otimização do caráter 18.	84
Figura 2.27 Otimização do caráter 19.	84
Figura 2.28 Otimização do caráter 20.	85
Figura 2.29 Otimização do caráter 21.	85
Figura 2.30 Otimização do caráter 22.	86
Figura 2.31 Otimização do caráter 23.	86
Figura 2.32 Otimização do caráter 24.	87
Figura 2.33 Otimização do caráter 25.	87
Figura 2.34 Otimização do caráter 26.	88

Figura 2.35 Otimização do caráter 27.	88
Figura 2.36 Otimização do caráter 28.	89
Figura 2.37 Otimização do caráter 29.	89
Figura 2.38 Otimização do caráter 30.	90
Figura 2.39 Otimização do caráter 31.	90
Figura 2.40 Otimização dos caracteres discretos.	91
Figura 2.41 Otimização dos caracteres discretos no clado J.	92
Figura 2.42 Otimização dos caracteres discretos no clado B.	93
Figuras 2.43–2.49 Cabeça das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	95
Figuras 2.50–2.51 Cabeça de <i>Anchylorhynchus aegrotus</i> e <i>A. variabilis</i> .	99
Figuras 2.52–2.53 Cabeças de <i>Anchylorhynchus burmeisteri</i> e <i>Celetes binotatus</i> .	99
Figuras 2.54–2.55 Região ventral da cabeça de <i>Anchylorhynchus tremolerasi</i> e <i>Celetes binotatus</i> .	101
Figuras 2.56–2.64 Antena das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	102
Figuras 2.65–2.71 Mandíbula esquerda das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	103
Figuras 2.72–2.80 Maxila esquerda das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	105
Figuras 2.81–2.89 Lábio das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	111
Figuras 2.90–2.135 Pronoto das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	117–118
Figuras 2.136–2.138 Cobertura do pronoto das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	121
Figuras 2.139–2.149 Propernas das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	123
Figuras 2.150–2.153 Vista lateral do protórax das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	130
Figuras 2.154–2.157 Vista ventral do protórax das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	131
Figuras 2.158–2.159 Vista lateral do meso e metatórax das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	133
Figuras 2.160–2.163 Cobertura dos ventritos das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	135
Figuras 2.164–2.171 Ventritos das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	137
Figuras 2.172–2.194 Genitália masculina das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	140–142
Figuras 2.195–2.202 Biologia e desenvolvimento das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	151
Figuras 2.203–2.246 Hábito das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	159–164
Figura 2.247 Otimização do gênero de palmeira hospedeira sobre a filogenia de <i>Anchylorhynchus</i> .	292
Figuras 2.203–2.253 Distribuição geográfica das espécies de <i>Anchylorhynchus</i> .	293
Figuras 2.254–2.255 Resultados da análise de dispersão-vicariância.	298

Índice de Tabelas

Tabela 1.1 Intervalo dos valores da constante de concavidade da pesagem implícita (k) utilizados para obter os valores do coeficiente de distorção das árvores (D).	28
Tabela 1.2 Resultados das simulações com o modelo complexo..	29
Tabela 2.1 Coleções analisadas, com abreviações utilizadas no trabalho.	49
Tabela 2.2 Medidas obtidas dos espécimes de Derelomini estudados.	68
Tabela 2.3 Quantidade de espécimes de Derelomini medidos.	69
Tabela 2.4 Matriz de caracteres, incluindo <i>Anchylorhynchus parvus</i> .	70
Tabela 2.5 Palmeiras amostradas durante o estudo, com respectivos número de coletor.	291
Tabela 2.6 Áreas atribuídas a cada terminal da análise de dispersão-vicariância.	294

Introdução Geral

Desde o advento da sistemática filogenética com o trabalho seminal de Hennig (1950), essa disciplina biológica vem mudando gradualmente, porém fortemente. Trabalhos taxonômicos já não se limitam mais a descrições de novas espécies ou listagens dos nomes existentes, mas se preocupam também em entender como a diversidade em estudo foi gerada.

Parte importante desse paradigma é a inferência de árvores filogenéticas, cujas ferramentas aumentaram enormemente com o avanço da informática. Hoje em dia, filogenias com base em caracteres morfológicos podem ser inferidas com princípios cladísticos (Farris, 1983) ou estatísticos (Felsenstein, 2004; Lewis, 2001). Os pessimistas costumam dizer que a informática serve para resolver problemas que não existiam antes dela. De fato, o capítulo 1 dessa dissertação trata de um deles. Recentemente, tornou-se possível a utilização de caracteres contínuos sem dividi-los em estados (Goloboff *et al.*, 2006), o que abre novas possibilidades de análise em níveis taxonômicos nos quais os graus de divergência entre caracteres contínuos ainda não são grandes o suficiente para tratá-los de maneira qualitativa com precisão. Diante da diversidade de propostas existentes sobre como lidar com esses caracteres, proponho no capítulo 1 um estudo detalhado sobre a capacidade dos algoritmos existentes de recuperar uma filogenia, baseado em simulações em computador.

O capítulo 2 coloca em prática as lições retiradas dessas simulações, na análise filogenética do gênero *Anchylorhynchus*. Esse grupo de besouros encontrados em palmeiras nunca teve uma revisão taxonômica dentro de um paradigma cladístico. A revisão aqui realizada, baseada na filogenia, conta com ampla documentação dos caracteres

analisados, por meio de fotografias e ilustrações. O cladograma proposto, além de embasar a revisão taxonômica, fornece também um arcabouço sobre o qual é discutida a evolução do grupo, atentando para os aspectos biogeográficos e sua relação com as palmeiras hospedeiras.

REFERÊNCIAS

- Farris, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. *In* N. I. Platnick & V. A. Funk (Eds.), *Advances in cladistics. Proceeding of the second meeting of the Willi Hennig Society. Vol. 2*. New York: Columbia University Press (p. 7–36).
- Felsenstein, J. 2004. *Inferring Phylogenies*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. 664 p.
- Goloboff, P. A., Mattoni, C. I., & Quinteros, A. S. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* **22**: 589-601.
- Hennig, W. 1950. *Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag. 370 p.
- Lewis, P. O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic biology* **50**: 913-25.

Capítulo 1 – Simulações em computador indicam que a pesagem implícita é necessária em análises filogenéticas baseadas em caracteres contínuos

ABSTRACT

Recently, the use of continuous characters as such has become available for phylogenetic analyses. Some studies have already taken advantage of this possibility, using a wide range of methods both for coding this kind of character and for using them in phylogenetic analyses.

In this study, I review the methods already proposed by others for character coding and analysis. Besides, I did computer simulations in order to test the accuracy of phylogenetic inference based on continuous characters. Especially, I tested the role of implied weighting in this kind of analysis.

The simulations included a number of evolutionary patterns and processes, and in most of the cases the inferred trees were at least partially congruent with the trees used for character simulation. Generally, implied weighting significantly improved the accuracy of inferences and in no situation equal weights performed better. However, recovered trees were seldom identical to the expected, and this error seems to be related to some kind of long-branch attraction. This effect was especially evident when simulated characters evolved within a restricted boundary.

The results indicate that continuous characters can be used in phylogenetic inference, as long as one weights against homoplastic characters and carefully evaluate branch supports.

RESUMO

O uso de caracteres contínuos em análises filogenéticas sem dividi-los em estados se tornou disponível recentemente. Alguns estudos já recorreram a essa possibilidade, utilizando uma grande diversidade de metodologias para codificar os caracteres e realizar a análise.

Este trabalho revisa os métodos propostos na literatura para a codificação de caracteres contínuos e sua análise. Além disso, foram feitas simulações em computador com o objetivo de testar a acurácia da inferência filogenética utilizando caracteres contínuos. Em particular, testei o papel da pesagem implícita nesse tipo de análise.

As simulações realizadas abarcaram uma diversidade de padrões e processos evolutivos, e na maioria dos casos as árvores obtidas foram pelo menos parcialmente congruentes com as árvores utilizadas para simular os caracteres. O uso de pesagem implícita, em geral, melhora substancialmente a acurácia das inferências e em nenhum caso as árvores obtidas sob pesagem uniforme foram melhores do que aquelas obtidas sob pesagem implícita. Apenas raramente, contudo, as árvores recuperadas foram idênticas às esperadas, e esse erro parece estar relacionado a um efeito de atração de ramos longos, especialmente pronunciado quando os caracteres evoluem com alguma restrição.

Os resultados indicam que caracteres contínuos podem ser usados na inferência filogenética, porém com o uso de pesagem contra a homoplasia e uma avaliação cuidadosa do suporte dos ramos.

INTRODUÇÃO

Desde 2006, os caracteres contínuos já podem ser utilizados em matrizes para análises cladísticas sem a necessidade de dividi-los em estados. O algoritmo utilizado para a otimização desses caracteres, na verdade, é bem mais antigo. Na realidade, tão antigo quanto o utilizado para a otimização de caracteres discretos. Quando Farris (1970) apresentou o conceito de comprimento de um caráter e seus métodos de otimização, sua fórmula poderia ser usada tanto para caracteres variando somente como números inteiros quanto para caracteres com estados nos números reais.

O comprimento de um caráter discreto é a soma de seu número mínimo de passos para uma determinada matriz em uma determinada árvore. Em outras palavras, o comprimento é a soma das diferenças entre cada par de nós conectados, após a otimização. O mesmo conceito pode ser facilmente empregado quando os caracteres representam números reais, em vez de inteiros. Neste caso, o comprimento de um caráter continua sendo a soma das diferenças entre cada par de nós conectados, que agora pode assumir valores não-inteiros. Uma limitação dos caracteres contínuos é que esse tipo de caráter deve ser considerado ordenado e aditivo, já que o número de estados que um caráter pode assumir é infinito. Desse modo, seria inviável elaborar uma matriz de transição entre cada par de estados, como se pode fazer com os discretos.

O programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008) foi o primeiro – e, até o momento, o único – a implementar o algoritmo de Farris (1970). Nessa implementação, os estados de um caráter contínuo podem variar entre 0 e 65, com incrementos de 0,001. Além disso, cada terminal pode ser representado por um intervalo, de modo que o programa só conta a quantidade de passos entre dois terminais caso seus intervalos não se sobreponham.

Goloboff *et al.* (2006) foram os primeiros a aplicar esse algoritmo em matrizes reais, comparando árvores obtidas com caracteres morfológicos convencionais e contínuos para três táxons. Embora, em alguns dos casos, eles tenham observado diferenças importantes entre as árvores obtidas com cada conjunto de dados, a adição dos caracteres contínuos na matriz de caracteres discretos resultou em aumento de suporte para diversos nós. Nesse mesmo trabalho, os autores propuseram algumas recomendações gerais, alertando para a falta de fundamento em se tentar quantificar todos os tipos de caracteres e para a necessidade de se utilizar pesagem implícita (Goloboff, 1993) na análise de caracteres contínuos.

Essa última recomendação se deu no contexto do escalonamento dos caracteres. É uma pergunta difícil de se responder se uma diferença de, por exemplo, 10 cm em um dado caráter deve receber um peso maior do que uma de 1 cm em outro. Ou ainda, um caráter contínuo com variação de 0 a 10 possuiria um peso *a priori* dez vezes maior do que um discreto binário. Definindo como grau de homoplasia de um caráter a quantidade de passos que ele possui além do mínimo para uma dada topologia, a pesagem implícita procura atribuir um peso menor a caracteres mais homoplásticos. Assim, Goloboff *et al.* (2006) propõem que ela pode ajudar no problema do escalonamento ao relacionar o peso de um caráter contínuo à sua congruência com os demais, e não à sua amplitude de variação. Além disso, já foi demonstrado que esse tipo de pesagem – um meio termo entre a eliminação de homoplasias e o uso de pesos iguais a todos os caracteres – pode fornecer resultados mais estáveis do que o uso de pesos iguais em matrizes de caracteres morfológicos discretos (Goloboff *et al.*, 2008).

Até o dia 1º de abril de 2011, esse primeiro trabalho já havia recebido 40 citações indexadas no ISI Web of Science, sendo que obtive

acesso a 37 delas. Desses, 17 trabalhos inferiram árvores filogenéticas de seres vivos baseadas pelos menos parcialmente em caracteres contínuos não divididos em estados (dois dos demais aplicam o mesmo conceito à evolução de galáxias: Fraix-Burnet, 2009 e Fraix-Burnet *et al.*, 2010). Há uma grande diversidade de metodologias, que procuram fornecer soluções a dois problemas distintos a meu ver: a definição de caracteres não correlacionados, e a pesagem (e escalonamento) dos caracteres durante a análise filogenética.

As correlações entre caracteres

Quanto à correlação entre caracteres, há basicamente duas abordagens: univariada e multivariada. O problema consiste no fato de que cada caráter contínuo em uma análise filogenética é uma variável unidimensional (ou seja, que pode ser representada em uma reta numérica). As diferenças de forma entre organismos, contudo, só podem ser descritas em um espaço multi-dimensional (Adams *et al.*, 2010). Colocando geometricamente, a diferença entre o estado 2,5 e o estado 2,6 em um caráter contínuo pode ser representada por um segmento de reta com comprimento de 0,1. Já a diferença entre a forma do crânio de um macaco e a de um rato não pode ser representada dessa maneira. As análises multivariadas procuram justamente fornecer uma ligação entre as duas coisas, criando variáveis unidimensionais que retratem o mais fielmente possível as diferenças multidimensionais.

Alguns trabalhos optaram por utilizar essas variáveis resultantes de análises multivariadas como caracteres na análise filogenética. Às vezes, as variáveis foram obtidas com base em morfometria clássica (de Bivort *et al.*, 2010; Clouse *et al.*, 2009); às vezes, geométrica (Aguilar-Medrano *et al.*, 2011; Chemisquy *et al.*, 2009; González-José *et al.*, 2008). Nos

dois casos, pode-se dizer que o arcabouço sobre o qual as análises foram feitas é o da modularidade.

De acordo com Mitteroecker & Bookstein (2007), módulos seriam partes de um organismo afetadas por efeitos genéticos, do desenvolvimento, evolutivos ou ambientais próprios, de modo que resultariam ser parcialmente independentes de outras partes. Nos estudos morfológicos que não envolvem experimentos controlados (os filogenéticos são um exemplo), costuma-se tentar identificar os módulos como grupos de caracteres que exibem maior correlação entre si do que com outros grupos. Ou seja, assume-se que padrões de integração morfológica reflitam os módulos. As análises multivariadas, assim, procuram variáveis unidimensionais que possam ser usadas como caracteres e, ao mesmo tempo, reflitam a evolução de cada módulo ou submódulo separadamente.

Existem pelo menos três problemas com essa abordagem. Em primeiro lugar, Mitteroecker & Bookstein (2007) demonstraram que a relação entre integração morfológica e modularidade só é válida nos casos em que os fatores locais que afetam cada módulo são muito mais fortes do que a variabilidade causada por fatores mais gerais, o que provavelmente não é uma condição muito comum em estudos sobre forma.

O segundo problema é que, ao se reduzir uma variável multidimensional para uma única dimensão, deve-se necessariamente escolher uma determinada rotação (Adams *et al.*, 2010; Monteiro, 2000). Os métodos de análise multivariada otimizam a rotação segundo a disposição dos dados, de modo que não só os valores precisos, mas a própria ordenação das espécies para um dado caráter varia de acordo com os terminais presentes e o tipo de análise utilizada (Adams *et al.*, 2010). A [Figura 1.1](#) ilustra um exemplo hipotético do efeito da rotação.

Figura 1.1 Exemplo do problema da rotação de caracteres multidimensionais. As letras representam terminais hipotéticos de uma análise cladística, para os quais se tomaram 3 medidas (x, y e z). Como são três medidas, devem ser representadas em uma figura tridimensional. Contudo, se quiséssemos um sumário dessas medidas para uso em uma análise filogenética, teríamos que transformá-las em uma única variável unidimensional. Essa variável poderia ser, por exemplo, a projeção das medidas no plano horizontal, ordenadas da esquerda para a direita. Os dois gráficos representam as mesmas medidas, observadas em ângulos de rotação de 90° entre si. É fácil perceber que a rotação do gráfico da esquerda resultaria em uma variável na qual $A < B < C < D$. Por outro lado, o gráfico da direita, com os mesmos dados, resultaria em uma variável na qual $B < A < C = D$.

Por último, há uma terceira objeção à utilização de análises multivariadas, pelo menos da forma como isso tem sido feito. Felsenstein (2000) argumenta que existem três fontes distintas de correlação entre caracteres: as correlações genéticas, filogenéticas e as adaptativas. As correlações genéticas estão relacionadas ao conceito de módulo discutido acima, e podem ser estimadas com estudos intra-populacionais (Arnold *et al.* (2008) apresentam uma revisão geral sobre as matrizes de correlação genética e suas consequências evolutivas).

As correlações adaptativas ocorrem quando espécies distintas são submetidas ao mesmo regime de seleção. Animais de regiões frias, por exemplo, apresentam ao mesmo tempo modificações no tamanho dos membros e na coloração, embora os dois caracteres provavelmente não sejam geneticamente relacionados.

Por último, as correlações filogenéticas são resultado da ancestralidade comum, sendo a própria evidência utilizada para a construção de um cladograma.

É possível se estimar as correlações genéticas independentemente das outras duas, inclusive com base em estudos morfológicos não controlados experimentalmente (Cheverud, 1988). Isso contudo, deve ser feito com uma amostra grande dentro de pelo menos alguns terminais. Já

as correlações filogenéticas e evolutivas são impossíveis de se estimar separadamente sem conhecimento prévio da filogenia.

Assim, qualquer metodologia que procure reduzir a correlação entre caracteres utilizando uma análise entre espécies (como é o caso de todos os trabalhos citados acima), não estará na verdade lidando com o problema que quer atacar, ou seja, o das correlações genéticas. Mais ainda, enquanto se eliminam as correlações evolutivas, também se perdem as filogenéticas, que são a base da análise filogenética.

Dito isso, e em consonância com os demais estudos filogenéticos com caracteres contínuos (Fikacek & Short, 2010; Pereyra & Mound, 2010; Prevosti, 2010; Sierra *et al.*, 2010; Costa, 2009; Hendrixson & Bond, 2009; Lehtonen, 2009; Pereyra & Mound, 2009; Poore, 2009; Vega *et al.*, 2009; Braicovich, 2006; Goloboff *et al.*, 2006; Donovan, 2000), Rae (2000) propôs que não se use análises multivariadas, mas sim razões simples entre medidas como caracteres filogenéticos. Caracteres construídos desta forma são mais facilmente interpretáveis e não sofrem do problema da arbitrariedade da rotação dos caracteres complexos. Essa abordagem, contudo, também possui imperfeições. As razões, por exemplo, podem não eliminar completamente as correlações entre caracteres ou entre caracteres e o tamanho do indivíduo (Albrecht *et al.*, 1993). Clouse *et al.* (2009) propõem, contudo, quatro passos para se tentar eliminar as correlações entre caracteres, três dos quais podem ser aplicados sem o uso de análises multivariadas: escolha de medidas ortogonais ou paralelas entre si, fazer razões somente entre medidas próximas, realizar um ajuste nas razões seguindo Albrecht *et al.* (1993), e colapsar caracteres correlacionados com uma análise de componentes principais.

Intervalos

Considerando que há variabilidade intraespecífica para todos os caracteres contínuos e que o TNT permite que se atribuam intervalos aos terminais, é importante pensar em que tipo de medida deve ser utilizada.

Assim como Thiele (1993), acredito que o que se está comparando em uma análise filogenética são táxons, e não indivíduos. O fato de haver indivíduos que se sobrepõe em duas espécies diferentes não é conclusivo sobre essas espécies compartilharem um mesmo estado do caráter. Somente uma medida populacional, e não individual, permite aferir se os estados encontrados em dois terminais são diferentes ou não. Tal medida pode ser a média, por exemplo.

As diferenças nas médias de duas populações de fato podem ter um componente histórico, mas também podem ser causadas por um erro amostral ou por uma diferença ambiental atuando sobre os mesmos genótipos e produzindo fenótipos diferentes (Thiele, 1993). Nesse contexto, o intervalo de confiança da média é uma boa medida para se comparar populações diferentes, já que diminui com o aumento do tamanho amostral (e, portanto, junto com o erro de amostragem). Deve-se admitir, contudo, que para dois terminais com médias diferentes não é possível se distinguir entre as hipóteses de diferença genética e plasticidade fenotípica. Essa não é, contudo, uma característica exclusiva de caracteres contínuos, já que não é possível saber de antemão se as diferenças um caráter discreto também não são resultado de plasticidade fenotípica.

Escalonamento e pesagem

Quanto ao escalonamento, um procedimento comum, já indicado por Thiele (1993), é o de se estabelecer, *a priori*, a mesma amplitude de variação para todos os caracteres. Isso resulta na atribuição de pesos

iguais a todos os caracteres. Goloboff *et al.* (2006), por outro lado, propõem o uso de pesagem implícita para esse fim, já que esse tipo de pesagem dá um peso menor aos caracteres mais homoplásticos. Apesar dessa recomendação, somente parte dos trabalhos mais recentes pelo menos testam a utilização de pesagem implícita (Pereyra & Mound, 2010; Prevosti, 2010; W. Costa, 2009; Hendrixson & Bond, 2009; Pereyra & Mound, 2009; Poore, 2009; Vega *et al.*, 2009; Braicovich, 2006), sendo que o restante (Aguilar-Medrano *et al.*, 2011; de Bivort *et al.*, 2010; Fikacek & Short, 2010; Sierra *et al.*, 2010; Chemisquy *et al.*, 2009; Clouse *et al.*, 2009; Lehtonen, 2009; González-José *et al.*, 2008; Donovan, 2000) utiliza apenas pesos iguais estabelecidos *a priori* (deste ponto em diante, pesagem uniforme).

Talvez uma dificuldade com relação ao uso da pesagem implícita seja o estabelecimento da sua constante de concavidade **k**. Essa constante é utilizada para se calcular o peso de cada caráter segundo a seguinte fórmula:

$$f=k/(e+k),$$

onde **f** é a medida de *fitness* de cada caráter e **e** é a quantidade de passos além do mínimo para uma dada topologia. Um caráter não-homoplástico possui **e** = 0, e, portanto, **f** = 1. Quanto maior o valor de **e**, ou seja, quanto mais homoplástico o caráter, menor o valor de **f**. A árvore mais parcimoniosa, considerando-se a pesagem, é a que maximiza a soma dos valores de **f** para todos os caracteres. O valor de **k** é arbitrário, e não há forma de decidi-lo antes da análise. Um valor muito pequeno (tendendo a 0) equivale a uma análise de compatibilidade, na qual os caracteres homoplásticos são descartados. Um valor muito grande (tendendo ao infinito) equivale a uma análise com pesagem uniforme.

Da definição acima, fica claro também que outra ideia comum sobre a pesagem contra a homoplasia – a de que ela fere o princípio da

parcimônia – é equivocada. Em primeiro lugar, a análise sob pesagem uniforme é somente um caso particular de pesagem implícita, com valor de k muito grande. Além disso, o uso de pesagem implícita não fere o princípio da parcimônia, que constitui na minimização das hipóteses *ad hoc* – ou seja, homoplasias (Farris, 1983). O que a pesagem implícita propõe é que não seja dado o mesmo peso a todos os desvios das hipóteses de homologia primária (Goloboff *et al.*, 2008). O critério para se escolher quais hipóteses são mais confiáveis é a própria congruência do caráter com os demais. Em outras palavras, é preferível confiar mais em um caráter que é em geral congruente com os demais, mas possui uma única diferença, do que em um caráter que se mostre completamente incongruente.

Homoplasia nos caracteres contínuos

Ao discutir a questão da pesagem e escalonamento, Goloboff *et al.* (2006) conjecturaram que, em geral, os caracteres contínuos seriam mais homoplásticos e, portanto, receberiam um menor peso do que os discretos. De fato, alguns autores acreditam que a análise filogenética com caracteres contínuos deva seguir uma abordagem estatística que inclua explicitamente esse suposto comportamento errático (Felsenstein, 2000).

Como a metodologia cladística não assume que existam poucas homoplasias (Sober, 2008; Farris, 1983), mas sim que a melhor hipótese filogenética é aquela que minimiza as homoplasias (Farris, 1983), é esperado que, mesmo em um cenário com ampla ocorrência de homoplasia, uma análise cladística possa recuperar uma filogenia correta. Isso, todavia, deve ser testado, já que a maior crítica ao uso da parcimônia como método de escolha de árvores filogenéticas é a ocorrência da atração de ramos longos, um fenômeno diretamente

relacionado ao grau de homoplasia dos caracteres (Felsenstein, 1978). Não há até o momento, contudo, um estudo sobre esse efeito em caracteres contínuos.

Uma maneira de se estudar a acurácia da parcimônia com caracteres contínuos é comparar os resultados obtidos pelas matrizes de caracteres contínuos e por outras fontes de caracteres, que foi o procedimento utilizado por todos os pesquisadores que se preocuparam com isso até o momento.

Outra maneira é a simulação de matrizes e a aferição do poder que os programas disponíveis têm em obter a filogenia correta com base em caracteres simulados. Uma série recente de artigos (Gadagkar & Kumar, 2005; Gaucher & Miyamoto, 2005; Philippe *et al.*, 2005; Spencer *et al.*, 2005; Kolaczowski & Thornton, 2004), por exemplo, utilizou essa abordagem para estudar como algoritmos de parcimônia e de máxima verossimilhança se comportam diante da heterogeneidade nas taxas evolutivas em caracteres moleculares.

O ambiente de análise estatística R (The R Core Development Team, 2006) conta com diversos pacotes para se lidar com filogenias, já amplamente utilizados no contexto dos métodos filogenéticos comparativos (Paradis, 2006). Entre as ferramentas disponíveis no programa, estão a simulação de árvores filogenéticas e de caracteres discretos ou contínuos, seguindo modelos estatísticos especificados.

Mesmo que não se acredite que a evolução dos caracteres em um organismo siga um modelo estatístico em particular, deve-se esperar que um bom algoritmo de análise filogenética consiga recuperar a filogenia correta independentemente da forma como ocorreu a evolução. Todos os caracteres que se possa simular com base em filogenia possuem um mesmo princípio em comum: possuem uma história compartilhada até o momento da cladogênese entre dois táxons. Considerando que a

ancestralidade compartilhada é o que gera as sinapomorfias e permite as análises cladísticas, mesmo caracteres simulados segundo princípios estatísticos devem produzir matrizes capazes de recuperar o sinal filogenético original. Mais ainda, a observação de que o algoritmo de análise de caracteres contínuos implementado no TNT é insensível à forma como os caracteres evoluem forneceria uma evidência adicional da robustez do método.

OBJETIVOS

O objetivo deste capítulo é testar a acurácia de análises filogenéticas baseadas em caracteres contínuos por meio de simulações em computador. Para delimitar melhor o problema, restringi as simulações a caracteres completamente independentes entre si, que seriam aqueles obtidos após a utilização de algum método adequado de se eliminar as correlações genéticas entre caracteres. Além disso, as simulações procuram retratar que efeito teriam vários cenários evolutivos sobre a inferência filogenética.

Com base nos resultados, pretendo também propor algumas recomendações gerais sobre a análise de caracteres contínuos.

MATERIAIS E MÉTODOS

Aspectos Gerais

Todas as simulações foram feitas em R, utilizando as ferramentas do pacote ape, versão 2.6-1 (Paradis, 2004). Realizei vários tipos de simulações, com graus crescentes de complexidade, detalhadas mais abaixo. Os passos em comum em todas as simulações estão listados a seguir: O script para as funções que implementam cada passo abaixo está no [Anexo](#).

1. Simulação da árvore. Todas as árvores foram simuladas com 20 terminais, nomeados de A a T. As árvores eram ultramétricas (isto

é, o comprimento dos ramos indica tempo de divergência) e com comprimento de ramos da raiz até qualquer terminal somando 1. *A* era sempre o grupo externo.

2. Simulação dos caracteres: os caracteres contínuos foram simulados segundo um modelo estatístico implementado na função `rTraitCont()` do pacote `ape`. Os modelos variaram conforme a simulação, sendo mais bem detalhados abaixo.
3. Simulação de amostragem: considerando os caracteres simulados como médias das populações, simulei também a amostragem de 20 indivíduos por terminal, com distribuição normal e desvio padrão igual a 1. Depois disso, foi calculado o intervalo de confiança da média ($\pm 1,96 \times$ erro padrão).
4. Reescalonamento: todos os caracteres foram reescalados de modo que o maior valor fosse igual a 1 e o menor valor igual a 0. Para isso, basta calcular a diferença entre os valores de cada terminal para um determinado caráter e o menor valor e posteriormente dividi-los pelo maior valor.
5. Busca da melhor árvore sem pesagem: foi criado um arquivo de entrada para o programa TNT, no qual a árvore mais parcimoniosa foi buscada com 200 réplicas de TBR, guardando até 10 árvores por réplica. Caso isso tenha resultado em mais de uma árvore mais parcimoniosa, foi tirado o consenso estrito. O suporte dos nós foi avaliado por meio de *bootstrapping* com 500 réplicas, colapsando os ramos com suporte menor que 70. Tanto a árvore de consenso quanto a de *bootstrap* foram guardadas.
6. Busca da melhor árvore com pesagem: repetiu-se os itens 1-4, mas a árvore foi buscada com pesagem implícita e $k = 3$ (exceto nas simulações que testaram o efeito do valor de k). Os demais procedimentos de busca e cálculo de suporte seguiram o item 5.

7. Depois de repetir os ciclos 5 e 6 um determinado número de vezes, foram calculados, para cada valor dos parâmetros de entrada nos modelos, os seguintes índices: distância SPR entre a árvore original e a árvore mais parcimoniosa obtida, distância SPR entre a árvore original e a árvore de *bootstrap*, quantidade de nós da árvore de *bootstrap*. Os índices foram avaliados por meio de gráficos, sem análises de significância.

As distâncias SPR entre duas árvores equivalem ao menor número de ciclos de SPR (*subtree pruning regrafting*) necessários para se chegar de uma árvore a outra. SPR é o processo de se retirar uma subárvore de uma determinada posição e colocá-la em outra, de modo que esse índice indica quantos táxons estão em posição diferente nas duas árvores comparadas. Um aspecto importante da sua implementação no TNT é que quando pelo menos uma das árvores possui politomias a distância é calculada utilizando-se a resolução dicotômica que resulte na menor distância. Assim, uma distância SPR de 0 indica que as árvores comparadas são idênticas ou que, quando possuem politomias, pelo menos uma das resoluções dicotômicas é idêntica à outra árvore. Como parâmetro de comparação das distâncias SPR encontradas nas simulações, eu gerei a distribuição esperada de valores de SPR entre árvores aleatórias com 20 terminais, realizando 10000 réplicas.

Simulação 1 – Deriva genética

A primeira simulação seguiu o modelo de movimento browniano (Felsenstein, 1985). Nesse modelo, que é o esperado para caracteres evoluindo sob deriva genética ou sob seleção mudando constantemente, a mudança de um caráter não depende do seu estado anterior. Os caracteres evoluem aleatoriamente e sem limites pré-estabelecidos ([Figura 1.2](#)). O único parâmetro do modelo é a taxa com que um determinado caráter

muda (σ), que será chamada aqui de *taxa de evolução neutra*. A mudança em um determinado caráter ao longo de um ramo na filogenia é calculada como (fórmula de Butler & King, 2004):

$$dX(t) = \sigma * dB(t),$$

onde $dX(t)$ é a mudança de estado ocorrida num intervalo de tempo muito pequeno, $dB(t)$ é o “ruído”, uma variável aleatória com distribuição normal de média 0, e σ é a taxa de mudança do caráter.

Figura 1.2 Exemplo de evolução por movimento browniano. A filogenia à esquerda foi usada como base para simular caracteres evoluindo sob movimento browniano. Os gráficos mostram duas das possíveis simulações, com o mesmo valor de σ . A partir do momento em que as linhagens se separam, a divergência entre elas ocorre totalmente ao acaso. No gráfico à esquerda, esse caráter seria homoplástico, não agrupando as espécies segundo a sua história. No gráfico à direita, pode-se ver um caráter cujo padrão preservou a história dos organismos.

Nesta e em todas as simulações seguintes, o valor do caráter na base da árvore é 0, e o caráter pode assumir valores negativos ou positivos. Foram feitas as seguintes simulações, com 200 repetições para cada combinação dos valores testados (metade com e metade sem pesagem implícita):

1. Matrizes com 50 caracteres, com σ constante entre os caracteres e com valores de 0,01; 0,05; 0,10; 0,20; 0,30; 0,40; 0,50; 0,60; 0,70; 0,80; 0,90; 1,00; 2,00; 5,00; 10,00. Essa foi a primeira simulação, utilizada para avaliar como a velocidade de evolução dos caracteres afeta a reconstrução da árvore. Script no [Anexo](#).

2. Matrizes com 75, 100, 200 e 400 caracteres, com σ constante entre os caracteres e valores de 0,1; 0,5; 0,8; 1,0; 2,0; 5,0; 10,0. O número de réplicas de *bootstrapping* foi reduzido para 300 no caso das matrizes com 200 e 400 caracteres, devido ao grande tempo requerido para a análise. Essas simulações foram feitas para avaliar o efeito do aumento no número de caracteres na reconstrução da árvore. Script no [Anexo](#).

Figura 1.3 Função de escolha dos valores da taxa de evolução neutra (σ). Os valores possíveis de σ estão mostrados no eixo x, e a altura das barras indica a probabilidade de se escolher cada valor, sendo que a soma das probabilidades para cada gráfico é sempre 1. p é a probabilidade de acerto de uma distribuição binomial com 4 tentativas. Esse artifício foi usado para que, com valores crescentes de p , a probabilidade de se escolher uma taxa mais alta aumente.

3. Matriz com 50 caracteres e σ variável entre os caracteres. Os valores possíveis para σ foram 0,1; 0,2; 0,5; 1 e 10, sendo as probabilidades de ser escolhidos retiradas de distribuição binomial com 4 tentativas e probabilidade de sucesso p . Variando-se o valor de p entre 0 e 1, varia-se a probabilidade de se escolher um determinado valor para σ . A [Figura 1.3](#) ilustra como se dá esse processo. Foram testados valores de p entre 0 e 1, com incrementos de 0,1. Essa simulação foi feita para testar se uma matriz composta por caracteres contínuos evoluindo a taxas diferentes pode oferecer uma melhor resolução em diversos níveis hierárquicos da árvore, como se acredita que ocorra em análises

moleculares com genes evoluindo a taxas diferentes (Giribet, 2010). Script no [Anexo](#) .

4. Matriz com 100 caracteres, σ constante = 2 e k variável. Mirande (2009) advertiu que, como a função de *fitness* não varia linearmente em função de k , é incorreto assumir que o efeito de k seja linear. Assim, ele propõe o uso de um índice de distorção da árvore, relacionado a k , que varia linearmente e pode ser mais bem comparado com outros índices. Para o cálculo desse índice, primeiro se encontra a árvore mais parcimoniosa sem pesagem. Depois, calcula-se o número de passos que essa árvore possui além do mínimo e divide-se essa quantidade pelo número de caracteres. Isso fornece o número de passos de um “caráter médio” para uma dada matriz. O índice de distorção D é o peso que adquire um caráter com esse número de passos, em relação a um caráter não homoplástico, para um dado valor de k . Uma análise com $D = 100$ possui pesagem uniforme, e uma análise com $D = 0$ exclui completamente caracteres homoplásticos. Foram feitas 50 repetições para cada valor de D , variando de 10 a 90. Essa simulação foi feita para se testar a influência da força da pesagem (isto é, o valor de k) no resultado obtido. Script no [Anexo](#) .

Simulação 2 – Seleção estabilizadora

Um modelo implementado no pacote *ape* que pode simular caracteres sob seleção é o processo de Ornstein-Uhlenbeck (Hansen, 1997). Neste modelo, há um valor ótimo do caráter para o qual a seleção natural leva, sendo que a força com que um caráter é levado a esse valor depende da distância com relação ao ótimo. O processo é semelhante ao que ocorre com um elástico amarrado por uma das pontas: quanto mais se

puxa o elástico, maior a força com que ele puxa para a ponta amarrada. A formulação do modelo é a que segue (fórmula de Butler & King, 2004):

$$dX(t)=\alpha[\theta-X(t)]dt+dB(t),$$

onde $X(t)$ é o valor do caráter em um dado instante, α é um número que indica a força da seleção e θ indica o valor do caráter para onde a seleção direciona. Percebe-se que essa equação possui duas parcelas. A primeira representa a seleção, e a segunda é idêntica ao modelo de movimento browniano, representando os fatores aleatórios. Quando $\alpha = 0$, o modelo se reduz a um movimento browniano.

Figura 1.4 Exemplo de evolução com seleção estabilizadora modelada pelo processo de Ornstein-Uhlenbeck. A filogenia à esquerda foi usada como base para simular caracteres evoluindo sob movimento browniano (gráfico à esquerda) ou processo de Ornstein-Uhlenbeck (gráfico à direita). No gráfico à direita, a seleção natural, com uma força (α) moderada, faz com que os caracteres tendam a não se afastar do seu valor ótimo ($\theta = 0$). É possível observar, na comparação com o modelo de movimento browniano, que os valores variam dentro de uma margem mais estreita.

As simulações consistiram em 200 repetições (metade com e metade sem pesagem implícita) para valores de $\theta = 0$, $\sigma = 2$ e α variando de 0 a 2, com incrementos de 0,2. O valor do caráter na base era sempre 0, de modo que a seleção natural sempre atuava retornando o caráter ao seu valor original. Script no [Anexo](#).

Simulação 3 – Modelo complexo

Em uma situação mais realística, espera-se que os caracteres possam ser representados por diferentes modelos de seleção, incluindo outros que não testados acima. As simulações com todos os caracteres seguindo um único modelo podem ser úteis para se compreender como os diferentes processos evolutivos podem afetar a análise, mas não indicam como essa se comporta quando cada caráter evolui de uma forma distinta.

Por conta disso, na última simulação realizada cada caráter possui um modelo independente dos demais. Ela consistiu em 200 repetições (100 com pesagem e 100 sem pesagem), com os seguintes parâmetros (script no [Anexo](#)):

Taxa de evolução neutra (σ) variável em cada ramo com valores retirados de uma distribuição gama com parâmetro de forma 5 e de escala 1; força da seleção (σ) variável em cada ramo com valores escolhidos de uma distribuição uniforme variando de 0 a 2; valor do caráter no pico de seleção (θ) variável em cada ramo com valores escolhidos de uma distribuição gama com parâmetro de forma 5 e de escala 1. Uma diferença com relação às abordagens anteriores é que todos os parâmetros podem assumir valores não estabelecidos a priori, mas retirados de uma distribuição de probabilidades. No caso de α , o algoritmo implementado no pacote ape retorna resultados errados para valores altos, de modo que aqui é limitado somente até 2. No caso de σ e θ , as distribuições utilizadas para escolher o valor fazem com que haja maior probabilidade de escolher valores próximos ao parâmetro de forma, mas eles podem variar entre 0 e um valor positivo indeterminado.

Simulação 4 – Teste de atração de ramos longos

Felsenstein (1978) demonstrou que, dadas certas condições de taxas de evolução e comprimento dos ramos, as árvores obtidas com base

em parcimônia encontram grupos incorretos e cada vez mais suportados com o aumento no número de caracteres. Esse fenômeno ficou conhecido como “atração de ramos longos”, e é um dos principais motivos para a rejeição da parcimônia como critério para a reconstrução de árvores com base em caracteres moleculares.

Para investigar se um fenômeno análogo pode ser a causa da diferença entre as árvores originais e as árvores recuperadas nas simulações anteriores, resolvi fazer uma simulação com um número reduzido de terminais. Ela segue os mesmos princípios daquela apresentada por Felsenstein (2004, pág. 119), para demonstrar a ocorrência de atração de ramos longos em árvores ultramétricas (isto é, árvores nas quais o comprimento de ramos indica o tempo).

Primeiramente, simulei uma árvore ultramétrica com cinco terminais com os comprimentos de ramos definidos na [Figura 1.5](#). Caso ocorra o fenômeno de atração de ramos longos, espera-se que, para valores baixos de **L**, a adição de mais caracteres leve a uma menor possibilidade de se encontrar a árvore correta. Realizei as simulações para diversos valores de **L** entre 0,01 e 0,25. Para cada valor, foram geradas matrizes com número de caracteres variando de 20 a 200, sendo que foram feitas 200 repetições para cada combinação de cada valor de **L** e de número de caracteres. Em metade das repetições a árvore foi recuperada com pesagem uniforme e nas restantes com pesagem implícita.

Figura 1.5 Filogenia base para a simulação 4. **L** é o comprimento do ramo basal a (DE) ou (BC). Com valores muito pequenos, esse ramo é muito curto espera-se mais dificuldades na inferência filogenética. Como o ramo basal do grupo interno tem comprimento **0,5-L**, a árvore permanece ultramétrica mesmo quando se varia o valor de **L**.

Testei cinco cenários diferentes: movimento browniano com $\sigma = 0.1$ ou com $\sigma = 2$, processo de Ornstein-Uhlenbeck com $\sigma = 2$ e $\alpha = 1$ ou $\alpha = 2$, modelo complexo seguindo a simulação 3. Em cada um dos cenários, foi avaliada a quantidade de árvores inferidas corretamente dentre as 100 réplicas, e a tendência desse número com o aumento do número de caracteres. Script no Anexo 7.

RESULTADOS

Simulação 1

Na simulação de matrizes com 50 caracteres (Figura 1.6), quando a evolução dos caracteres é muito lenta – isto é, com σ até 0,1 – a distância SPR entre a árvore mais parcimoniosa encontrada e a árvore original não difere do esperado para duas árvores aleatórias (Figura 1.7). Para esses valores de σ , não há diferença entre o desempenho da pesagem implícita e da uniforme. Para valores de σ entre 0,1 e 1, a distância SPR diminui gradualmente, sendo essa redução mais marcada quando se utiliza a pesagem implícita. Para valores de σ acima de 1, o desempenho dos métodos permanece o mesmo, sendo que a

Figura 1.6 Resultados das simulações com 50 caracteres e diversos valores da taxa de evolução neutra (σ). Os pontos representam médias, e as barras de erro os desvios padrões. O eixo dos valores de σ está em escala logarítmica, para acomodar a ampla variação testada (0,01 até 10). Os três gráficos correspondem aos resultados das mesmas simulações. Foram feitas 100 repetições para cada combinação de fatores estudados (tipo de pesagem e σ).

Figura 1.7 Distribuição da distância SPR entre árvores completamente resolvidas de 20 terminais e obtidas ao acaso, obtida com 10.000 réplicas. 95% dos valores se encontram entre 11 e 14.

pesagem implícita encontra árvores mais próximas da árvore original do que a pesagem uniforme.

Quanto às árvores de *bootstrap*, os dois métodos encontram árvores completamente compatíveis com a original para valores baixos de σ . Isso, contudo, é um efeito da falta de resolução das árvores, já que as árvores de *bootstrap* para esses valores possuem

somente dois nós (a raiz e o grupo interno), que é o mínimo que se pode encontrar. Em resumo, para taxas de evolução muito baixas, nenhum grupo é bastante suportado, e os grupos encontrados em geral diferem da árvore original tanto quanto se fossem obtidos ao acaso.

Para taxas de evolução mais altas, a pesagem uniforme passa a encontrar árvores com mais grupos bem suportados e incompatíveis com a árvore original, enquanto que praticamente todos os grupos bem suportados encontrados pela pesagem implícita estão presentes na árvore original. Em ambos os casos, a quantidade de nós bem suportados atinge uma assíntota em uma quantidade de nós por volta de 6, sendo que o número de nós de uma árvore completamente resolvida com 20 terminais é 19.

Figura 1.8 Resultados das simulação com números variados de caracteres e de taxa de evolução neutra (σ). Os pontos representam médias. Os desvios padrões foram omitidos, mas são comensuráveis aos exibidos na Figura 1.6. O eixo dos valores de sigma está em escala logarítmica, para acomodar a ampla variação testada (0,01 até 10). Foram feitas 100 repetições para cada combinação de fatores estudados (pesagem, número de caracteres e σ).

Como o aumento do número de caracteres analisados, o padrão geral encontrado continua o mesmo (Figura 1.8). É possível perceber, contudo, que, para um número muito grande de caracteres, a pesagem implícita encontra resoluções melhores do que as que seriam esperadas ao acaso, mesmo com taxas de evolução muito lentas. O aumento no número de caracteres não modifica o fato de que não há mudanças quanto à exatidão ou a resolução das árvores para valores de σ maiores do que 1. Quanto às árvores de *bootstrap*, matrizes com mais caracteres encontram um maior número de grupos incorretos e bem suportados quando a pesagem é uniforme. Com a pesagem implícita, esse efeito não acontece, de modo que, independentemente dos valores de σ , os grupos bem suportados da árvore obtida

quase sempre são encontrados também na árvore original. O número de nós bem suportados aumenta com o número de caracteres, independentemente do método de pesagem.

A matriz de caracteres evoluindo a diferentes taxas não forneceu resultados mais corretos ou com maior resolução do que as matrizes com

Figura 1.9 Resultados das simulação com 50 caracteres e taxa de evolução neutra (σ) variando entre caracteres. A Figura 1.3 mostra a relação entre os valores de **p** e os valores de sigma amostrados. Com **p** = 0,5, estão presentes caracteres evoluindo a diversas taxas. Os pontos indicam as médias e as barras de erro indicam o desvio padrão.

caracteres evoluindo na mesma taxa (Figura 1.9). Os resultados encontrados são comparáveis aos das matrizes com taxas de evolução constantes e mesmo número de caracteres (50).

Quando se usa pesa implícita, valores moderados de distorção recuperam árvores com resolução e exatidão comparáveis (Figura 1.10). Os valores da constante de concavidade **k** correspondentes aos valores moderados de distorção foram aqueles maiores do que 1 (Tabela 1.1). Para valores de distorção muito fortes, abaixo de 40%, as árvores encontradas possuíam menos nós bem suportados e uma distância ligeiramente maior com relação às árvores originais.

Simulação 2

Com o valor do pico de seleção (θ) constante ao longo de toda a filogenia e todos os caracteres com a mesma taxa de evolução ($\sigma = 2$), o aumento da força de seleção (α) tem o efeito de diminuir tanto o grau de resolução quanto a distância da filogenia encontrada para a original (Figura 1.11). Para valores de α a partir de aproximadamente 1,5, a distância SPR entre a árvore mais parcimoniosa com pesagem uniforme e a árvore original não se distingue do que seria esperado ao acaso. Esse efeito é menos pronunciado com o uso de pesagem implícita, quando, quase sempre, todos os grupos bem suportados também estão presentes nas árvores originais.

Figura 1.10 Resultados da simulação recuperando-se as árvores com pesagem implícita, para diversos valores de distorção da árvore (**D**). A linha pontilhada com marcador × representa o número de nós da árvore de *bootstrap*, cuja escala está à direita.

Tabela 1.1 Intervalo dos valores da constante de concavidade da pesagem implícita (**k**) utilizados para obter os valores do coeficiente de distorção das árvores (**D**). Como o cálculo do valor de **D** envolve o número de passos que resulta de uma matriz sem pesagem, a relação entre **k** e **D** é própria de cada matriz, e não se aplica necessariamente a outros casos (Mirande, 2009).

D	k
10	0.16-0.20
20	0.36-0.44
30	0.58-0.77
40	0.97-1.19
50	1.31-1.78
60	2.06-2.79
70	3.30-4.12
80	4.85-7.27
90	12.65-15.48

Simulação 3

Mesmo quando o modelo de evolução variava entre os caracteres, os resultados foram bastante semelhante às demais simulações (Tabela 1.2). As árvores mais parcimoniosas com pesagem implícita resultaram

ser mais semelhantes às árvores originais do que aquelas com pesagem uniforme. Além disso, os nós bem suportados com pesagem implícita estavam praticamente todos presentes nas árvores originais, enquanto que isso não ocorreu com a pesagem uniforme.

Tabela 1.2 Resultados das simulações com o modelo complexo. Os valores mostrados são a média e, entre parênteses, média $\pm$ desvio padrão. **SPR AMP**: Distância SPR entre a árvore mais parcimoniosa e a original. **AB**: árvore de *bootstrap*.

	Pesagem uniforme	Pesagem implícita
SPR AMP	9,15 (7,73–10,57)	6,32 (5,00–7,64)
SPR AB	2,84 (1,41–4,27)	0,03 (-0,14–0,20)
Nós AB	6,52 (5,07–7,97)	6,26 (5,07–7,45)

Simulação 4

Em todos os cenários, os resultados obtidos com e sem pesagem implícita foram muito semelhantes. Além disso, em nenhum dos casos o aumento no número de caracteres levou a uma diminuição da frequência com que a árvore obtida era igual à original. Para todas as quantidades de caracteres, a taxa de acerto com comprimentos de ramo muito curtos foi quase nula.

A [Figura 1.12](#) sumariza os resultados obtidos com todos os modelos para matrizes 200 caracteres. Os modelos de movimento browniano com $\sigma = 0,1$ e Ornstein-Uhlenbeck com $\sigma = 2$ e $\alpha = 2$ resultaram em uma taxa de recuperação de árvores corretas

Figura 1.11 Resultados das simulações de seleção estabilizadora para diversos valores de força de seleção (α). Em todos os casos, o valor do pico de seleção era igual em toda a árvore ($\theta=0$) e o valor da taxa de evolução neutra (σ) era 2. Os pontos representam as médias e as barras o desvio padrão. Foram feitas 100 repetições para cada valor de α .

extremamente baixa, independentemente do comprimento do ramo interno. Considerando que há 15 configurações possíveis para uma árvore com 4 terminais, um taxa de acerto de 1/15 (0,067) seria esperada caso as árvores fossem recuperadas completamente ao acaso. Quando a força da seleção é um pouco menor ($\alpha = 1$) ou no modelo complexo, a recuperação das árvores apresenta índices melhores para comprimentos de ramo grandes. Com o modelo de movimento browniano com σ

$= 2$, a taxa de recuperação de árvores corretas é relativamente grande quando se usa muitos caracteres, porém, assim como com os outros modelos, é muito baixa com matrizes menores (Figura 1.13).

DISCUSSÃO

Robustez das análises filogenéticas a mudanças nos parâmetros

Considerando que todos os valores utilizados nas simulações são abstratos, não se pretende aqui fazer uma correspondência direta destes com a realidade. Os modelos foram utilizados para simular determinadas dinâmicas da evolução dos caracteres – essas, sim, possivelmente próximas do real – e não para se estimar o desempenho da reconstrução de árvores para determinados valores de α , θ ou σ . De qualquer modo, é importante salientar que os valores de α e σ utilizados estão na mesma escala de grandeza dos encontrados em estudos de modelagem (por exemplo, Harmon *et al.*, 2010; Butler & King, 2004).

Figura 1.12 Efeito do comprimento do ramo em matrizes com 200 caracteres. O comprimento do ramo basal (L) está mostrado em percentagem com relação ao comprimento dos ramos dos terminais do grupo interno (ver Figura 1.5). Porcentagem de acerto é o percentual de filogenias inferidas corretamente para cada modelo e valor de L, retirado de 100 repetições. A linha grossa horizontal indica o percentual esperado de acerto caso as filogenias fossem obtidas ao acaso.

O que se espera é que o princípio da parcimônia seja suficiente para se chegar a uma topologia correta independentemente do modo particular como os caracteres evoluem. Assim, espera-se que, independentemente dos valores usados no modelo, as árvores encontradas sejam próximas das reais.

Quanto ao valor da taxa de evolução neutra (σ), observou-se que as árvores encontradas melhoraram com o aumento desse parâmetro até um determinado limite, além do qual passam

a ser insensíveis a esse valor. A interpretação é óbvia é que, quando se usou valores muito pequenos de σ , os caracteres utilizados na matriz possuíam pouca diferença entre os terminais. De fato, a porcentagem de árvores corretas encontradas na simulação 4 com $\sigma = 0.1$ não diferiu do que seria esperado se fossem geradas completamente ao acaso.

Uma possível explicação é que a distribuição utilizada para simular a amostragem de indivíduos dentro de populações foi uma normal com desvio padrão = 1. Isso quer dizer que, para valores de σ menores do que 1, a variância entre terminais era menor do que a dentro de cada terminal. A falta de resolução para valores de σ muito pequenos, portanto, reflete apenas a falta de variação. Como, em um trabalho real, os caracteres são escolhidos pelo pesquisador, e não levantados ao acaso, é provável que caracteres tão pouco variáveis sequer fossem escolhidos para serem medidos em uma análise real.

Figura 1.13 Efeito do número de caracteres na inferência de filogenias sem ramos muito curtos. O comprimento do ramo basal (L) foi 50% do comprimento dos ramos dos terminais do grupo interno (ver Figura 1.5). Porcentagem de acerto é o percentual de filogenias inferidas corretamente para cada modelo e número de caracteres na matriz, retirado de 100 repetições. A linha grossa horizontal indica o percentual esperado de acerto caso as filogenias fossem obtidas ao acaso.

Contrariamente às expectativas, existência de caracteres evoluindo a taxas diferentes na mesma matriz não melhorou a resolução das árvores obtidas. Quando σ era variável entre os caracteres, as melhores resoluções repetiram os resultados encontrados com σ .

A força da seleção (α) tem a propriedade de limitar os valores possíveis para os caracteres, potencialmente aumentando a homoplasia. Na realidade, caso a seleção estabilizadora seja muito forte, espera-se que essa limitação acabe fazendo com que, após tempo suficiente, o sinal filogenético dos caracteres seja perdido (Felsenstein, 2000). Essa expectativa teórica foi confirmada neste estudo, já que maiores valores de α resultaram em árvores com menos nós bem suportados. Mais do que isso, as árvores mais parcimoniosas encontradas eram mais distantes das originais (e, portanto, mais incorretas). Na simulação 4, um valor de $\alpha = 2$ fez com que a taxa de acerto fosse quase nula, indicando que uma restrição tão grande aos limites de variação de um caráter pode resultar na inferência de árvores bastante incorretas. Quanto às árvores com 20 terminais, mesmo para valores altos de α , a distância SPR entre as árvores recuperadas e as originais se manteve abaixo do esperado por mero acaso.

O modelo complexo não mostrou resultados muito diferentes daqueles encontrados com cada modelo simples em separado, corroborando a ideia de que as análises são relativamente insensíveis à forma como ocorreu a evolução dos caracteres. A análise de parcimônia para caracteres contínuos, portanto, parece ser análoga à análise para caracteres moleculares, que, para alguns casos, se mostra robusta a variações na taxa de evolução entre os diferentes sítios e também para um mesmo sítio (Kolaczkowski & Thornton, 2004; resultados parcialmente contestados por Philippe *et al.*, 2005).

A pesagem implícita

Um resultado interessante para os valores de σ fixos é que a pesagem implícita melhorou a resolução das árvores. Nylander *et al.* (2004) obtiveram filogenias semelhantes com uma análise bayesiana e outra com pesagem implícita para caracteres morfológicos. Diante disso, indicaram que “essa observação suporta a analogia intuitiva entre a análise de parcimônia ponderada com relação à homoplasia e a análise paramétrica permitindo variação de taxa entre os sítios”. Os resultados aqui encontrados demonstram que a pesagem contra a homoplasia melhora a resolução de árvores mesmo quando todos os caracteres possuem a mesma taxa de evolução, corroborando a afirmação de Goloboff *et al.* (2008), de que “não se pretende que esses parâmetros [k e ts/tv] reflitam probabilidades exatas de eventos em um modelo estocástico”.

Não só no caso de valores de σ fixos, mas em todos os outros, árvores obtidas com pesagem implícita são mais parecidas com as árvores originais do que aquelas obtidas com pesagem uniforme. Mais ainda, apenas raramente a pesagem implícita encontra um grupo bastante suportado e incorreto, enquanto que esse caso foi recorrente nas análises com pesos iguais.

Além disso, o valor da constante de concavidade teve pouca influência nos resultados. Com exceção dos valores de k menores do que 1, qualquer valor resultou em árvores mais próximas das originais do que as obtidas com pesagem uniforme. Isso, contudo, não deve ser uma preocupação, já que, até onde sei, valores tão baixos nunca foram utilizados na literatura (com exceção de Mirande, 2009, os trabalhos só usam valores inteiros para k). Além disso, Goloboff *et al.* (2008) também observaram que, independentemente do valor de k , a pesagem implícita

obteve resultados melhores do que a pesagem uniforme para matrizes reais de caracteres morfológicos discretos.

O fato de que constantes de concavidade muito fortes resultaram em árvores piores também vai ao encontro de resultados obtidos por outros estudos e de expectativas teóricas. Quando o valor de k se aproxima de 0, praticamente se desconsidera qualquer evidência de similaridade proporcionada por um caráter homoplástico, o que equivale a uma análise de compatibilidade. Como aponta Farris (1983), um defeito desse tipo de análise é o fato de se considerar que caracteres homoplásticos em algum ponto da árvore não contenham qualquer informação filogenética, o que é claramente incorreto. Considerando que todos os caracteres utilizados nesta análise são homoplásticos em algum grau, uma pesagem muito forte desconsidera a maioria dos caracteres. Um efeito semelhante ocorre com a análise de matrizes muito grandes de dados moleculares, na quais os valores de k usualmente empregados em estudos morfológicos acabam desconsiderando os sítios com maiores taxas de mutação e, portanto, diminuindo a resolução da árvore encontrada (Goloboff *et al.*, 2008).

Acurácia das análises

No caso das árvores com 20 terminais, apenas muito raramente se recuperou uma árvore idêntica à original, mesmo com o uso da pesagem implícita. Isso motivou a simulação 4, utilizando apenas 5 terminais, na qual os resultados se repetiram. Quando há um ramo muito curto na filogenia, os caracteres produzidos sob todos os modelos resultam em índice de acerto menor do que seria esperado para árvores produzidas totalmente ao acaso. Isso indica que pode estar ocorrendo algum efeito de atração de ramos longos, de modo que é possível que caracteres

contínuos evoluindo de forma errática podem indicar positivamente uma filogenia falsa.

A taxa de acerto é maior quando não há ramos muito curtos envolvidos, mas somente atinge níveis aceitáveis no modelo em que os caracteres podem variar sem restrição e a uma taxa relativamente alta (modelo de movimento browniano). O próprio autor do modelo, contudo, admite que ele provavelmente não se aplique à maioria dos casos reais (Felsenstein, 2000), já que frequentemente fatores como seleção natural e restrições do desenvolvimento limitam a amplitude de variação dos caracteres.

Recomendações para análises reais

A aplicação dos resultados aqui encontrados à realidade não é direta. Algumas simplificações importantes foram feitas, que têm bastante relevância em casos reais.

A principal delas é a de que os caracteres aqui utilizados não possuem correlações genéticas. Quando vários caracteres de uma matriz forem correlacionados entre si, eles podem favorecer uma determinada inferência da árvore filogenética que minimize o número de passos desses caracteres. Com isso, receberiam um peso proporcionalmente maior sob pesagem implícita. Nesse caso, o uso da pesagem levaria à recuperação de uma filogenia incorreta. Existem, contudo, várias propostas para se lidar com a correlação entre os caracteres (por exemplo, Aguilar-Medrano *et al.*, 2011; de Bivort *et al.*, 2010; Chemisquy *et al.*, 2009; Clouse *et al.*, 2009; González-José *et al.*, 2008; Rae, 2000), de modo que pode-se dizer que os resultados aqui encontrados são válidos desde que sejam usados na matriz caracteres não correlacionados. Isso, ademais, é um pressuposto de qualquer análise filogenética seguindo o princípio da parcimônia.

Se os resultados encontrados neste trabalho apoiam fortemente o uso de pesagem contra caracteres homoplásticos na inferência de filogenias, eles também mostram que a árvore mais parcimoniosa encontrada frequentemente não é igual à árvore real. Sob pesagem implícita, contudo, pelo menos os grupos bem suportados quase sempre corresponderam à realidade. Isso indica, portanto, a necessidade de se avaliar o suporte dos ramos das filogenias obtidas com base em caracteres contínuos (essa recomendação já foi feita por (Goloboff *et al.*, 2006).

CONCLUSÃO

As simulações em computador indicam que a análise filogenética de caracteres contínuos não correlacionados pode colaborar nos estudos filogenéticos morfológicos. O alto grau de homoplasia esperado nesses caracteres, todavia, requer o uso de pesagem contra os caracteres homoplásticos. Quando realizadas dessa forma, os resultados obtidos pelas análises são iguais ou melhores do que aqueles com pesagem uniforme.

Esse estudo se soma àqueles que encontraram congruência entre filogenias obtidas com caracteres contínuos e com outras fontes de caracteres, mostrando que eles são uma fonte de dados que pode ser explorada na busca de mais caracteres para filogenias. É necessária, contudo, especial cautela com filogenias obtidas somente com base nesse tipo de caracteres, já que neste estudo com simulações as filogenias obtidas raramente foram idênticas às esperadas.

REFERÊNCIAS

Adams, D., Cardini, A., Monteiro, L., O'Higgins, P., & Rohlf, F. 2010. Morphometrics and phylogenetics: Principal components of shape

- from cranial modules are neither appropriate nor effective cladistic characters. *Journal of human evolution* **60**: 240-243.
- Aguilar-Medrano, R., Frederich, B., Luna, E. de, & Balart, E. F. 2011. Patterns of morphological evolution of the cephalic region in damselfishes (Perciformes: Pomacentridae) of the Eastern Pacific. *Biological Journal of the Linnean Society* **102**: 593–613.
- Albrecht, G. H., Gelvin, B. R., & Hartman, S. E. 1993. Ratios as a size adjustment in morphometrics. *American journal of physical anthropology* **91**: 441-68.
- Arnold, S. J., Bürger, R., Hohenlohe, P. A., Ajie, B. C., & Jones, A. G. 2008. Understanding the evolution and stability of the G-matrix. *Evolution* **62**: 2451-61.
- Bivort, B. L. de, Clouse, R. M., & Giribet, G. 2010. A morphometrics-based phylogeny of the temperate Gondwanan mite harvestmen (Opiliones, Cyphophthalmi, Pettalidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*.
- Braicovich, P. 2006. A new species of Cardicola Short, 1953 (Digenea: Sanguinicolidae) parasitizing the Brazilian flathead, *Percophis brasiliensis* Quoy et Gaimard 1824, from the coasts of Mar del Plata, Argentina. *Parasitology International* **55**: 175-177.
- Butler, M. A., & King, A. A. 2004. Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution. *American Naturalist* **164**: 683–695.
- Chemisquy, M. A., Prevosti, F. J., & Morrone, O. 2009. Seed morphology in the tribe Chloraeae (Orchidaceae): combining traditional and geometric morphometrics. *Botanical Journal of the Linnean Society* **160**: 171-183.
- Cheverud, J. M. 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution* **42**: 958–968.
- Clouse, R. M., Bivort, B. L. de, & Giribet, G. 2009. A phylogenetic analysis for the South-east Asian mite harvestman family Stylocellidae (Opiliones: Cyphophthalmi) – a combined analysis using morphometric and molecular data. *Invertebrate Systematics* **23**: 515.

- Costa, W. 2009. Species delimitation among populations of the eastern Tanzanian seasonal killifish *Nothobranchius korthausae* (Cyprinodontiformes: Nothobranchiidae). *Ichthyol Explor Fres* **20**: 111–126.
- Donovan, S. 2000. Morphological phylogenetics of termites (Isoptera). *Biological Journal of the Linnean Society* **70**: 467–513.
- Farris, J. S. 1970. Methods for Computing Wagner Trees. *Systematic Zoology* **19**: 83–92.
- Farris, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In N. I. Platnick & V. A. Funk (Eds.), *Advances in cladistics. Proceeding of the second meeting of the Willi Hennig Society. Vol. 2*. New York: Columbia University Press (p. 7–36).
- Felsenstein, J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* **27**: 401–410.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* **125**: 1–15.
- Felsenstein, J. 2000. Quantitative characters, phylogenies, and morphometrics. In N. MacLeod & P. Forey (Eds.), *Morphology, Shape and Phylogeny*. Boca Raton, Florida: CRC Press (pp. 27–44).
- Felsenstein, J. 2004. *Inferring Phylogenies*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. 664 p.
- Fikacek, M., & Short, A. E. Z. 2010. Taxonomic revision and phylogeny of the genus *Cetiocyon* and its discovery in the Neotropical region (Insecta: Coleoptera: Hydrophilidae). *Arthropod Systematics & Phylogeny* **68**: 309–329.
- Fraiz-Burnet, D. 2009. Galaxies and Cladistics. Proceedings of the 12th Evolutionary Biology Meeting. Marseilles, France, 24–26/09/2008.
- Fraix-Burnet, D., Dugué, M., Chattopadhyay, T., Chattopadhyay, A. K., & Davoust, E. 2010. Structures in the fundamental plane of early-type galaxies. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society* **407**: 2207–2222.
- Gadagkar, S. R., & Kumar, S. 2005. Maximum likelihood outperforms maximum parsimony even when evolutionary rates are heterotachous. *Molecular biology and evolution* **22**: 2139–41.

- Gaucher, E. a, & Miyamoto, M. M. 2005. A call for likelihood phylogenetics even when the process of sequence evolution is heterogeneous. *Molecular phylogenetics and evolution* **37**: 928-31.
- Giribet, G. 2010. A new dimension in combining data? The use of morphology and phylogenomic data in metazoan systematics. *Acta Zoologica* **91**: 11-19.
- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* **9**: 83–91.
- Goloboff, P. A., Mattoni, C. I., & Quinteros, A. S. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* **22**: 589-601.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* **24**: 774-786.
- González-José, R., Escapa, I., Neves, W. a, Cúneo, R., & Pucciarelli, H. M. 2008. Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in Homo evolution. *Nature* **453**: 775-8.
- Hansen, T. F. 1997. Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution* **51**: 1341–1351.
- Harmon, L. J., Losos, J. B., Davies, T. J., Gillespie, R. G., Gittleman, J. L., *et al.* 2010. Early Bursts of Body Size and Shape Evolution Are Rare in Comparative Data. *Evolution*. Doi: 10.1111/j.1558-5646.2010.01025.x
- Hendrixson, B. E., & Bond, J. E. 2009. Evaluating the efficacy of continuous quantitative characters for reconstructing the phylogeny of a morphologically homogeneous spider taxon (Araneae, Mygalomorphae, Antrodiaetidae, Antrodiaetus). *Molecular phylogenetics and evolution* **53**: 300-13.
- Kolaczowski, B., & Thornton, J. W. 2004. Performance of maximum parsimony and likelihood phylogenetics when evolution is heterogeneous. *Nature* **431**: 461-463.
- Lehtonen, S. 2009. Systematics of the Alismataceae—A morphological evaluation. *Aquatic Botany* **91**: 279-290.
- Mirande, J. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics* **25**: 574-613.

- Mitteroecker, P., & Bookstein, F. 2007. The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration. *Systematic biology* **56**: 818.
- Monteiro, L. R. 2000. Why morphometrics is special: the problem with using partial warps as characters for phylogenetic inference. *Systematic biology* **49**: 796–800.
- Nylander, J., Ronquist, F., Huelsenbeck, J., & Nieves-Aldrey, J. L. 2004. Bayesian Phylogenetic Analysis of Combined Data. *Systematic Biology* **53**: 47-67.
- Paradis, E. 2004. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics* **20**: 289-290.
- Paradis, E. 2006. *Analysis of Phylogenetics and Evolution with R* (R. Gentleman, K. Hornik, & G. Parmigiani, Eds.). New York: Springer.
- Pereyra, V., & Mound, L. A. 2009. Phylogenetic relationships within the genus *Cranothrips* (Thysanoptera, Melanthripidae) with consideration of host associations and disjunct distributions within the family. *Systematic Entomology* **34**: 151-161.
- Pereyra, V., & Mound, L. A. 2010. Phylogenetic relationships within the genus *Desmothrips* (Thysanoptera, Aeolothripidae), an Australian genus of facultative flower-living predators. *Systematic Entomology* **35**: 306-317.
- Philippe, H., Zhou, Y., Brinkmann, H., Rodrigue, N., & Delsuc, F. 2005. Heterotachy and long-branch attraction in phylogenetics. *BMC evolutionary biology* **5**: 50.
- Poore, G. C. B. 2009. *Leontocaris alexander*, a New Deepwater Hippolytid Shrimp from Tasmanian seamounts and a phylogeny of the genus (Decapoda, Caridea). *Crustaceana* **82**: 951-967.
- Prevosti, F. J. 2010. Phylogeny of the large extinct South American Canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a “total evidence” approach. *Cladistics* **26**: 456-481.
- Rae, T. C. 2000. Scaling, polymorphism and cladistic analysis. In N. MacLeod & P. Forey (Eds.), *Morphology, Shape and Phylogeny*. Boca Raton, Florida: CRC Press (pp. 45-52).

- Sierra, S. E. C., Kulju, K. K. M., Fiser, Z., Aparicio, M., & Welzen, P. C. van. 2010. The phylogeny of *Mallotus* s. str. (Euphorbiaceae) inferred from DNA sequence and morphological data. *Taxon* **59**: 101–116.
- Sober, E. 2008. *Evidence and evolution. The logic behind the science*. Cambridge: Cambridge University Press. 392 p.
- Spencer, M., Susko, E., & Roger, A. J. 2005. Likelihood, parsimony, and heterogeneous evolution. *Molecular biology and evolution* **22**: 1161–4.
- The R Core Development Team. 2006. R 2.12.2 - A Language and Environment. Disponível em <http://www.r-project.org>. Acesso em 10/05/2011.
- Thiele, K. 1993. The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* **9**: 275–304.
- Vega, A. S., Rua, G. H., Fabbri, L. T., & Rúgolo de Agrasar, Z. E. 2009. A morphology-based cladistic analysis of *Digitaria* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Systematic Botany* **34**: 312–323.

Capítulo 2 – Análise filogenética e revisão sistemática do gênero *Anchylorhynchus* Schoenherr, 1836 (Curculionidae: Derelomini)

ABSTRACT

The genus *Anchylorhynchus* Schoenherr, 1836 was last revised in 1954. Since then, three new species were described and the phylogenetic position of the genus was established within the Derelomini. Therefore, this work is the first to revise the genus in a phylogenetic framework, based on phylogeny obtained from discrete and continuous morphological characters. This phylogenetic hypothesis also provided a framework onto which I studied *Anchylorhynchus*' biogeographical history and host relationships.

All currently known species were analyzed, except for *Anchylorhynchus parvus*. I recognized and described nine new species and made four new synonyms, resulting in 24 valid species for the genus. The phylogenetic analysis confirmed the monophyly of the genus, already suggested in a previous work. Therefore, I did not make any taxonomic changes at the genus level.

The biogeographical history of *Anchylorhynchus* shows some incongruence with current hypotheses on the history of the areas in which the genus occurs, and supports the hypothesis that the Amazon should be regarded as a composite area. The reconstruction of historical relationships between *Anchylorhynchus* and its host plants suggests the occurrence of few host switching events, at least at the genus level.

RESUMO

O gênero *Anchylorhynchus* Schoenherr, 1836 foi revisado pela última vez em 1954. Desde então, foram descritas três novas espécies e estabelecida a posição filogenética do grupo dentro de Derelomini. Este trabalho, portanto, é o primeiro a revisar a taxonomia do gênero com base em uma hipótese filogenética, obtida com o emprego de caracteres morfológicos contínuos e discretos. Essa filogenia também embasou um estudo biogeográfico e de associação histórica com as plantas hospedeiras.

Com exceção de *A. parvus*, todas as espécies do gênero foram analisadas. A análise filogenética de *Anchylorhynchus* confirmou a monofilia do gênero, já sugerida em um estudo anterior. Não foram, portanto, realizadas mudanças taxonômicas no nível genérico. Foram reconhecidas e descritas nove espécies novas e erigidos quatro novos sinônimos, resultando em 24 espécies válidas para o gênero.

A história biogeográfica de *Anchylorhynchus* mostra uma certa incongruência com as hipóteses correntes sobre a história das áreas nas quais o gênero ocorre, e reforça a hipótese de que a Amazônia é composta por áreas com histórias distintas. A reconstrução das relações históricas entre *Anchylorhynchus* e suas palmeiras hospedeiras sugere a ocorrência de poucos eventos de mudança de hospedeiro, pelo menos em nível de gênero.

INTRODUÇÃO

História taxonômica do gênero *Anchylorhynchus*

A família Curculionidae é certamente um dos táxons mais diversos dentre todos os seres vivos, possuindo mais de 51.000 espécies descritas (Oberprieler *et al.*, 2007). Em parte devido à grande diversidade de espécies, a taxonomia da família como um todo é relativamente instável e até hoje se considera que muitas subfamílias e tribos reconhecidas não constituam grupos naturais (Oberprieler *et al.*, 2007).

Dentre tantos táxons definidos precariamente, o gênero *Anchylorhynchus* se destaca por sua estabilidade. Ele foi originalmente descrito por Schoenherr (1836), sendo sua espécie-tipo – *Anchylorhynchus variabilis* Gyllenhal, 1836 – descrita do Brasil no mesmo trabalho. Os dois autores atribuíram o gênero e a espécie a Klug, mas não há nenhum trabalho anterior mencionando esses táxons. Sendo assim, Schoenherr e Gyllenhal permanecem como os autores.

Posteriormente, foram descritos *A. aegrotus* Fahreus, 1843, *A. parvus* Fahreus, 1843 e *A. mutabilis* Fahreus, 1843 do Brasil em Schoenherr (1843). Faust (1894) descreveu *A. burmeisteri* da Argentina e Hustache (1940, 1937) descreveu *A. pictipennis* e *A. tremolerasi* do Uruguai e *A. trapezicollis* do Brasil. Bondar (1950, 1943b, 1941a, 1941b) descreveu nove espécies do Brasil: *A. camposi*, *A. bleyi*, *A. botryophorae*, *A. albidus*, *A. lineatus*, *A. eriospathae*, *A. hatschbachi*, *A. minimus* e *A. leiospathae*, sendo o trabalho de 1943 uma revisão na qual ele sinonimizou *A. variabilis* e *A. mutabilis*. No mesmo ano, Voss (1943) também revisou o gênero e descreveu *A. bicolor* do Paraguai (como subespécie *A. parvus*), *A. amazonicus*, *A. nigripennis*, *A. vittipennis* e uma subespécie de *A. mutabilis*, *A. mutabilis connata* (as quatro últimas, do Brasil). Como os dois trabalhos foram contemporâneos, um não considerou as espécies do outro. A primeira revisão de *Anchylorhynchus*

contando com exemplares de todas as espécies foi feita por Vaurie (1954), que erigiu sete sinônimos novos, descreveu mais uma espécie e deu novo status a *A. bicolor*. A revisão mais recente foi a de Viana (1975), restrita às espécies encontradas na Argentina, que não registrou espécies ou sinônimos novos, mas trouxe novos dados sobre distribuição e biologia. Posteriormente, Vanin (1973) descreveu *A. bucki* do Brasil e O'Brien (1981) descreveu a primeira espécie de *Anchylorhynchus* encontrada fora da América do Sul, *A. bicarinatus*, do Panamá. Finalmente, Vanin (1995) descreveu *A. gottsbergerorum* do Brasil.

Como evidenciado acima, *Anchylorhynchus* sempre foi considerado um gênero distinto, e todas as espécies que ele contém foram também descritas originalmente no gênero. Sua posição em Curculionidae, contudo, foi modificada algumas vezes. Originalmente, *Anchylorhynchus* foi descrito como um táxon de Eirrhinides. Posteriormente, Lacordaire (1863) criou o grupo Petalochilides, reunindo *Anchylorhynchus*, *Petalochilus* e *Balanephagus*. Pascoe (1870) elevou o grupo à categoria de subfamília, sendo essa a classificação adotada por diversos autores posteriores (Viana, 1975; Vaurie, 1954; Blackwelder, 1947; Bondar, 1940a; Bondar, 1940b). Bondar (1941a) notou que *Anchylorhynchus* compartilhava diversos caracteres com gêneros então classificados como Eirrhininae, tribo Derelomini (*Celetes*, *Derelomus* e *Phytotribus*, dentre outros). Ele propôs, então, que *Anchylorhynchus* fosse separado dos demais Petalochilinae e adicionado à tribo Derelomini, enquanto *Petalochilus* e *Balanephagus* formariam a tribo Petalochilinae. Seguindo as mudanças na classificação das subfamílias de Curculionidae proposta por Kuschel (1995), os trabalhos mais recentes (Franz, 2006; Alonso-Zarazaga & Christopher H. C. Lyal, 1999; Wibmer & O'Brien, 1986; O'Brien & Wibmer, 1982) continuam posicionando *Anchylorhynchus* na tribo Derelomini, classificada por sua vez na

subfamília Curculioninae.

Conhecimento filogenético prévio

Apenas dois trabalhos filogenéticos incluíram em suas análises alguma espécie de *Anchylorhynchus* até o momento. Franz & Valente (2005) mostram a filogenia obtida por Valente em sua tese de doutorado, na qual *A. gottsbergerorum* foi considerada um dos grupos externos. O cladograma obtido recuperou essa espécie como parte de um grupo monofilético formado pelas espécies de *Celetes* e por uma espécie de *Phytotribus*. Seguindo a filogenia que obteve para Derelomini, Franz (2006) posicionou *Anchylorhynchus* dentro da subtribo Derelomina. Esse táxon é grupo-irmão dos demais Derelomini e é formado por nove gêneros bastante diversos, distribuídos nas regiões neotropical e etiópica. *Anchylorhynchus* foi representado por cinco espécies (*A. aegrotus*, *A. eriospathae*, *A. trapezicollis*, *A. tricarinatus* e *A. variabilis*) e resultou num grupo monofilético sustentado por 13 sinapomorfias, sendo as oito listadas a seguir não-homoplásticas: forma do corpo arredondada; região apical do palpômero maxilar I com 2 a 3 cerdas; pré-mento com fileiras de cerdas oblíquas; região apical-ventral do palmômero labial I com mais de 3 cerdas; inserção antenal sub-apical; ventritos II e III retraídos nas fêmeas; *spiculum gastrale* com braços furcais assimétricos; esclerito grande, simétrico e complexo na região anterior do endofalo.

Os caracteres estudados por Franz (2006) se mostraram pouco variáveis dentro do gênero. Foram observados estados diferentes entre as espécies de *Anchylorhynchus* em apenas dois caracteres. A lacínia distintamente projetada com ápice rotundo agrupou *A. aegrotus*, *A. trapezicollis*, *A. tricarinatus* e *A. variabilis* e a presença de fôvea interocular agrupou *A. tricarinatus* e *A. variabilis*. Embora se tenha relativa segurança quanto à monofilia de *Anchylorhynchus*, há claramente pouca

informação quanto às relações filogenéticas entre as espécies do gênero.

Observações sobre a biologia

Vários trabalhos taxonômicos com *Anchylorhynchus* revisaram também as informações sobre suas plantas hospedeiras. O primeiro foi o de Faust (1894), que indicou que as larvas de *A. burmeisteri* se criariam nos frutos de uma palmeira argentina. Bondar (1950, 1943b, 1941a, 1941b, 1940a, 1940b) registrou a palmeira hospedeira de várias espécies de *Anchylorhynchus*, observou que os adultos de *A. trapezicollis* se alimentam de pólen, e supôs – mas nunca confirmou – que as larvas se criariam nos frutos. Vaurie (1954) apresentou uma revisão das informações sobre a biologia de 11 espécies de *Anchylorhynchus* e Viana (1975) ampliou essa lista com observações efetuadas na Argentina. Por último, Vanin (1995) forneceu a informação sobre a palmeira hospedeira na descrição de *A. gottsbergerorum*.

A maioria desses trabalhos anteriores forneceu as listas de palmeiras hospedeiras de maneira acrítica, sem analisar o rigor com que as palmeiras foram identificadas. Além disso, a própria taxonomia das palmeiras sofreu mudanças desde que as informações originais foram publicadas, de modo que se faz necessária uma atualização. As relações entre *Anchylorhynchus* e as palmeiras tampouco foram estudadas dentro de um contexto histórico. Os besouros da subtribo Derelomina são encontrados exclusivamente em palmeiras, assim como a maioria dos Derelomini (Franz & Valente, 2005). Assim, pode-se supor que a relação de *Anchylorhynchus* com as palmeiras é antiga, sendo ela provavelmente presente já nos seus ancestrais. Contudo, a ausência de estudos filogenéticos para *Anchylorhynchus* e suas palmeiras hospedeiras impediu que, até momento, a relação tenha sido estudada em mais detalhes.

Quanto às palmeiras, observou-se nos últimos 10 anos uma profusão de estudos filogenéticos que incluem os táxons nos quais as espécies de *Anchylorhynchus* são encontradas (Baker *et al.*, 2009; Meerow *et al.*, 2009; Henderson, 2008; Gunn, 2004; Lewis & Doyle, 2002). Apesar de nenhum desses estudos possuir uma amostragem abrangente no nível de espécie, já é possível se estabelecer com bastante confiança as relações filogenéticas entre os gêneros de palmeiras nos quais *Anchylorhynchus* é encontrado.

OBJETIVO

O objetivo deste estudo é testar a monofilia do *Anchylorhynchus*, realizando uma análise filogenética para sua espécie com base em caracteres morfológicos discretos e contínuos. Essa hipótese será utilizada como base para uma revisão taxonômica e uma discussão sobre a evolução do grupo, enfatizando-se os aspectos biogeográficos e de co-evolução com suas palmeiras hospedeiras.

MATERIAIS E MÉTODOS

Material utilizado

A – Coleções Biológicas

Com exceção de *A. parvus*, analisei espécimes de todas as espécies já descritas para *Anchylorhynchus*. A principal coleção utilizada foi a do Museu de Zoologia – USP, onde a maior parte do trabalho foi realizado. Solicitei empréstimos a diversas coleções nacionais e a todas coleções internacionais que possuem tipos de *Anchylorhynchus* ou cujo material já tenha sido citado por algum trabalho (Tabela 2.1).

Tabela 2.1 Coleções analisadas durante o estudo, com abreviações utilizadas no trabalho. A maioria das abreviações segue Evenhuis (2007). Além disso, é listado o modo de acesso aos espécimes de cada coleção.

Sigla	Coleção	Modo de acesso
AMNH	American Museum of Natural History (EUA)	Visita
DEI	Deutsches Entomologisches Institut (Alemanha)	Empréstimo
DZUP	Coleção Entomológica Pe. Jesus S. Moure – UFPR (Brasil)	Empréstimo
IGGT	Coleção Particular Ilse e Gerhard Gottsberger (Alemanha)	Empréstimo
MACN	Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Argentina)	Visita e empréstimo
MLPA	Museo de La Plata (Argentina)	Visita e empréstimo
MNHN	Museum National d'Histoire Naturelle (França)	Fotografias
MNRJ	Museo Nacional – URFJ (Brasil)	Empréstimo
MPEG	Museu Paraense Emílio Goeldi (Brasil)	Empréstimo
MZSP	Museu de Zoologia – USP (Brasil)	Local de trabalho
UASC	Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado" (Bolívia)	Empréstimo
USNM	National Museum of Natural History (EUA)	Empréstimo

B – Novas coletas

Além do material depositado em museus, analisei também espécimes de coletas recentes, que serão incorporados à coleção do MZSP. Eu realizei coletas no Brasil nos estados da Bahia, Mato Grosso, Minas Gerais, São Paulo e Santa Catarina, e na Argentina na província de Entre Ríos. Além disso, recebi material coletado por L. A. Nuñez-Avellaneda na Colômbia.

Em todos os casos, os besouros foram coletados diretamente das inflorescências das palmeiras hospedeiras.

Análise dos caracteres

Os caracteres de morfologia externa foram analisados sob estereomicroscópio e microscópio. As medidas foram tomadas com base em fotos, posicionando-se cuidadosamente os espécimes. Como todos os espécimes estudados estavam montados secos alfinetados ou colados em cartões, só foram tiradas aquelas medidas visíveis em um determinado espécime sem recorrer a outros procedimentos. Para assegurar que cada medida tenha sido feita em pelo menos um espécime por espécie, os dissecados foram montados novamente em uma posição tal que se permitia ter acesso às medidas faltantes.

Cada foto utilizada para tomada de medidas foi produzida utilizando-se um dos seguintes procedimentos:

- Obtenção de cinco ou seis fotos em diferentes planos focais com uma câmera Canon PowerShot A640 acoplada a um estereomicroscópio por meio de um tubo adaptador Zeiss. Combinação dos planos em uma única fotografia para cada ângulo utilizando o programa CombineZM (Hadley, 2008).
- Obtenção de cerca de 10 fotos e produção de automontagem em esteromicroscópio Leica M125 acoplado a uma câmera digital Leica DFC, com o software do próprio fabricante (Leica Application Suite).

Todas as medidas foram feitas no programa UTHSCSA Imagetool 3.00 (Wilcox *et al.*, 1995), com base em fotos (maioria) ou ilustrações (genitália).

Dissequei pelo menos um macho de cada espécie, retirando as peças bucais (somente em espécies com grande quantidade de material), a genitália, a perna anterior e a antena direitas.

Para as dissecções, os espécimes foram amolecidos por 10-30 minutos em água quente. Separei, então, os tergitos abdominais junto com a massa visceral, que foram macerados em KOH a 10% aquecido por alguns minutos. As pernas e antenas foram retiradas diretamente. Para obter as peças bucais, o rostro foi primeiro cortado após a sua metade ou as peças foram retiradas diretamente, dependendo do tamanho do espécime.

As pernas foram montadas em lâmina escavada e as antenas em lâminas comuns com glicerina, onde foram fotografadas em automontagem para posterior ilustração e tomada de medidas. Os tarsos foram ilustrados separadamente, antes de se dissecar o espécime.

As genitálias foram montadas em lâmina escavada com glicerina e ilustradas sob microscópio óptico com auxílio de câmara clara. As ilustrações foram feitas a lápis e posteriormente digitalizadas. As peças bucais foram montadas em lâminas comuns e ilustradas com base em fotografias tomadas em microscópio Zeiss Axionskop 2 acoplado a um computador.

Todas as ilustrações foram elaboradas no software Adobe Illustrator CS4, seguindo-se as recomendações de Coleman (2009, 2006, 2003). A terminologia dos caracteres segue, com exceção da genitália, a de Franz (2006). Quando alguma estrutura não foi citada neste trabalho, segui Davis (2009) para a morfologia geral e Wanat (2007) para a genitália masculina.

Delimitação e descrição das espécies

Todas as espécies foram delimitadas antes da elaboração da matriz para análise cladística. Tendo como marco teórico o conceito geral de espécies como linhagens (de Queiroz, 2007), considerei como espécies aquelas populações que mostraram evidências de que pertencem a linhagens distintas. Neste trabalho, essas evidências incluem descontinuidades morfológicas e geográficas, e também aspectos comportamentais, e são levantadas na discussão de cada espécie.

Para a elaboração das descrições, utilizei o sistema DELTA (Dallwitz, 2000; Dallwitz *et al.*, 1999; Dallwitz *et al.*, 1993). Esse sistema exige que os caracteres das descrições sejam codificados de forma similar à utilizada em uma análise cladística, dividindo-se cada caráter em estados. Além de facilitar a etapa de elaboração da matriz para análise filogenética, isso resulta na uniformização das descrições e em uma maior facilidade de incorporação de novas espécies ao sistema. Também é possível a elaboração automática de chaves. Esse

procedimento, contudo, não foi utilizado, de modo que a chave aqui apresentada foi elaborada manualmente.

Dados sobre biologia e palmeiras hospedeiras

Sempre que possível, foram feitas em campo observações sobre o comportamento das espécies de *Anchylorhynchus*, dando especial atenção a aspectos reprodutivos tais como modo de postura e local de desenvolvimento da larva.

Dado que boa parte das incertezas quanto aos hospedeiros das espécies de *Anchylorhynchus* poderiam ser resolvidas se houvesse material-testemunho, procurei coletar amostras de todas as plantas onde encontrei os besouros. Depois de identificadas por um especialista em palmeiras (A. C. Marcato), as escicatas preparadas com o material foram depositadas no herbário do Instituto de Biociências da USP (SPF).

Análise filogenética

A – Terminais utilizados

Foram incluídas como terminais na análise filogenética todas as espécies de *Anchylorhynchus* revisadas neste trabalho, assim como cinco terminais compondo o grupo externo. Além deles, foram testadas filogenias com e sem *Anchylorhynchus parvus*. Como não obtive exemplares dessa espécie para serem examinados, os caracteres foram retirados da literatura, resultando em uma grande quantidade de dados ausentes.

Os grupos externos foram escolhidos principalmente com base na filogenia de Franz (2006). Na topologia obtida por ele, *Anchylorhynchus* é grupo-irmão de um clado formado por cinco gêneros (*Grasidius*, *Terires*, *Celetes* e *Phytotribus*), sendo que os dois últimos representam 66 das 69 espécies desse clado. Considerando o material disponível na coleção do MZSP, escolhi duas espécies de *Celetes* (*Celetes langei* e

Celetes binotatus) como parte do grupo externo. O gênero *Celetes* provavelmente não é um grupo monofilético, sendo que R. Valente encontrou dois grupos de espécies monofiléticos (Franz & Valente, 2005). Cada uma das espécies de *Celetes* usadas como grupo-externo pertence a um desses grupos.

Outras duas espécies que formam o grupo-externo são *Elaeidobius kamerunicus* e *Elaeidobius subvittatus*. Na filogenia de Franz (2006), *Elaeidobius* e *Derelomus* formam o grupo-irmão de *Anchylorhynchus* + *Celetes*, etc. Finalmente, *Andranthobius bondari* foi a espécie utilizada para enraizamento do cladograma, já que esse gênero se encontra no grupo-irmão dos demais.

B – Definição dos caracteres

Todos os caracteres definidos durante as descrições das espécies foram utilizados na análise filogenética, incluindo-se os autapomórficos. Alguns deles, contudo, foram codificados de forma diferente. Durante as descrições, com o objetivo de aumentar o poder diagnóstico dos caracteres, eles foram divididos no maior número de estados possível. Já na codificação para a filogenia, procurei enfatizar os aspectos que as diferentes espécies possuem em comum. Como um exemplo, a coloração foi descrita em detalhes na descrição, mas foi decomposta em estados mais abrangentes para a filogenia. Todas as vezes que uma característica exibiu dimorfismo sexual em pelo menos um dos terminais, foi tratada como caracteres distintos para machos e fêmeas.

A matriz de caracteres discretos foi montada no Mesquite (Maddison & Maddison, 2010), após exportação em formato NEXUS da matriz de caracteres do DELTA. As declarações de caracteres seguem o formato sugerido por Sereno (2007), de modo a aumentar a clareza e repetitividade deste estudo.

C – Caracteres contínuos

Os caracteres contínuos foram construídos como razões entre as medidas tiradas. Todas as razões foram checadas graficamente quanto à linearidade e intercepto 0 na relação entre as medidas. Quando essas condições não se confirmaram, o intercepto foi corrigido pela adição de número adequado no numerador e a linearidade tirando-se o logaritmo da razão (Albrecht *et al.*, 1993). Essas transformações são necessárias para se retirar a informação do tamanho do espécime do caráter em questão (de Bivort *et al.*, 2010; Clouse *et al.*, 2009). Também testei a aplicação das razões diretamente como caracteres na filogenia, sem a correção para o intercepto.

Depois das transformações, chequei se há diferença significativa entre machos e fêmeas por meio de uma ANOVA com dois fatores (espécie e sexo). Se o sexo ou a interação entre espécie e sexo resultaram como fatores significativos ($\alpha = 0,05$), o caráter foi tratado separadamente para cada um dos sexos.

Depois de todos esses procedimentos, os intervalos de confiança de 95% para cada terminal foram calculados por meio de uma reamostragem das medidas originais, com 1000 réplicas. Esse procedimento foi tomado para evitar suposições sobre a normalidade da variação dos dados. Finalmente, os caracteres foram reescalados para variarem entre 0 e 2, de modo que tenham um peso *a priori* equivalente ao menor caráter multiestado aditivo. Todos os cálculos foram feitos no ambiente estatístico R (The R Core Development Team, 2006).

D – Parâmetros da análise

Todas as análises foram feitas no TNT (Goloboff *et al.*, 2008) para as matrizes de caracteres contínuos e discretos em separado, bem como para a matriz conjunta. As árvores foram buscadas sempre com 200 réplicas TBR, guardando até 100 árvores por réplica. Foi utilizada a

pesagem implícita (Goloboff, 1993), que atribui um peso a cada caráter segundo a fórmula:

$$f=k/(e+k),$$

onde **f** é o peso (*fitness*) do caráter, **k** é a constante de concavidade e **e** é o número de passos além do mínimo em uma determinada topologia. A árvore mais parcimoniosa, neste caso, é aquela cuja soma dos valores de **f** de cada caráter é máxima.

Seguindo Mirande (2009), as primeiras análises foram sem pesagem, nas quais foi calculado o número de passos de um caráter médio. Esse número é a diferença entre o comprimento da árvore mais parcimoniosa e a soma dos comprimentos mínimos dos caracteres, dividida pela mesma soma. Com notei no decorrer do trabalho que as autapomorfias tinham um efeito grande sobre esse cálculo, elas foram desconsideradas. Para comparar o resultado das análises com pesagem implícita utilizando diversas constantes de concavidade (**k**), o seu valor foi calculado com base no índice de distorção (**D**). O índice de distorção é o peso, com relação a um caráter não homoplástico, que recebem os caracteres com o número de passos de um caráter médio. Foram guardadas as árvores mais parcimoniosas encontradas e o valor de **k** utilizado para os índices de distorção entre 1% e 99%, com incrementos de 1%.

Como não há um critério para se decidir um valor de **k** ótimo, Mirande (2009) sugere um tipo de análise de sensibilidade. Seria escolhida a topologia menos dependente a um determinado valor de **k**. Em outras palavras, essa seria a topologia encontrada para vários valores diferentes de distorção. A comparação é feita com base no valor de distorção, e não no de **k**, porque esse último tem uma dinâmica não linear.

Para avaliar se as árvores são semelhantes àquelas com valores de distorção próximos, Mirande (2009) calculou a distância SPR entre o consenso estrito das árvores obtidas para um determinado valor de **D** com aquelas obtidas para o valor de **D** anterior. Considerando que a sua matriz era muito grande, de modo que o poder de computação deve ter limitado sua análise, realizei aqui duas mudanças quanto a esse método.

Seguindo o mesmo princípio da análise de sensibilidade, se houvesse duas árvores diferentes encontradas para vários valores de **D** cada uma, eu optaria por escolher aquela que é mais semelhante a todas as árvores obtidas, e não somente às vizinhas com relação ao valor de **D**. Por conta disso, eu calculei a distância SPR média entre as árvores obtidas para um determinado valor de **D** e todas as outras, ponderada pelo inverso da diferença em valores de **D**. Isso quer dizer que a distância de uma árvore com relação a todas as outras, em termos do valor de **D**, será levada em consideração, porém dando um peso maior às árvores com valor mais próximo. Além disso, como o algoritmo de busca das distâncias SPR implementado no TNT resolve as politomias de modo a encontrar a menor distância SPR possível, não utilizei os consensos no cálculo. Como existe a possibilidade de que a resolução escolhida pelo programa não esteja entre as árvores que geraram o consenso, calculei a distância SPR média para cada uma das árvores mais parcimoniosas encontradas para cada valor de **D**. Depois disso, tirei a média simples dos valores obtidos para todas as árvores de um mesmo valor de **D**. Os resultados dos cálculos foram analisados graficamente, de modo a escolher o valor de **k** utilizado na análise final.

Foram utilizadas duas medidas de suporte dos ramos: reamostragem simétrica e suporte de Bremer relativo (Goloboff *et al.*, 2003). O suporte de Bremer tradicional pode ser de difícil interpretação quando a análise utiliza pesagem implícita, já que as diferenças entre as

árvores são calculadas em termos do valor de f , e não do número de passos. Esse valor, por sua vez, depende da constante k e do grau de homoplasia de cada caráter, sendo difícil determinar que número corresponderia a um bom valor de suporte. O suporte de Bremer relativo sumariza, entre as árvores subótimas, quanta evidência existe a favor e contra cada grupo, em uma escala de 0 a 100. Nessa escala, um grupo com suporte 100 não possui nenhum caráter que o contradiga. Para comparar com uma medida de suporte mais tradicional, foi realizado também *bootstrapping*. Goloboff *et al.* (2003) demonstraram que a reamostragem tradicional pode ser enviesada quando os caracteres estão sob pesagem não-uniforme, de modo que eles indicam o uso da reamostragem simétrica para tratar desse problema.

Biogeografia e associação histórica com as palmeiras

Os gêneros de palmeiras nos quais as espécies de *Anchylorhynchus* são encontradas são distantemente relacionados (Baker *et al.*, 2009; Meerow *et al.*, 2009). A hipótese de que o ancestral das espécies de *Anchylorhynchus* já estivesse presente no ancestral comum dessas palmeiras exigiria a postulação de repetidas extinções de *Anchylorhynchus* nas linhagens que hoje não têm essa espécie como hospedeiro. Por conta disso, é muito mais verossímil que o ancestral de *Anchylorhynchus* estivesse presente em um dos três gêneros de palmeiras, de modo que os grupos encontrados em outros gêneros representem mudanças de hospedeiro. Diante desse cenário, a reconstrução das relações é relativamente simples, envolvendo apenas a otimização do caráter “gênero da palmeira hospedeira” sobre o cladograma final obtido. Como boa parte das espécies de palmeira nas quais as espécies de *Anchylorhynchus* são encontradas não está presente

nas filogenias disponíveis, não é possível fazer a análise em um nível menos inclusivo.

Para reconstruir a história biogeográfica do gênero, utilizei a análise de dispersão-vicariância (Ronquist, 1997). Nesse tipo de análise, procura-se reconstruir as áreas nas quais estavam presentes os ancestrais hipotéticos de uma filogenia, atribuindo-se um custo 0 a eventos de vicariância ou cladogênese dentro de uma mesma área e custo 1 a eventos de extinção ou dispersão. Geralmente, há mais de uma reconstrução com o mesmo custo e, por conta disso, utilizei a implementação da análise de dispersão-vicariância no programa DIVA 1.2 (Ronquist, 2001) com a interface gráfica RASP (Yu *et al.*, 2011), a versão mais recente do programa S-DIVA (Yu *et al.*, 2010). Esse programa apresenta a proporção com que cada área é encontrada em cada nó nas diferentes reconstruções com custo mínimo de uma forma gráfica, facilitando a compreensão. Além disso, ele pode receber várias árvores de entrada, de modo a levar em conta a incerteza quanto à filogenia.

As árvores de entrada utilizadas serão o conjunto formado pela árvore mais parcimoniosa obtida e as árvores subótimas em até 0,1 unidades de **fit**. Com o uso de caracteres contínuos, a árvore mais parcimoniosa pode possuir algum grupo que seja suportado por apenas uma pequena fração de um passo. Com o valor de **k** igual a 1, 0,1 unidades de **fit** equivalem aproximadamente à diferença entre o **fit** de um caráter não homoplástico e o de um caráter com 0,1 passo além do mínimo. Assim, serão consideradas todas as árvores com nós suportados por apenas uma pequena fração de um passo de caráter discreto. A saída do programa será plotada na árvore mais parcimoniosa.

Apesar de o grupo de interesse ser o gênero *Anchylorhynchus*, os grupos-externos serão incluídos na análise. Ronquist (1997) alertou que as reconstruções dos nós mais basais em uma análise de dispersão-

vicariância podem ser incorretas porque a otimização depende dos nós descendentes e também dos ancestrais. Com os grupos externos, *Anchylorhynchus* passa a estar incluso em um grupo maior, minimizando o problema. É importante salientar, contudo, que o gênero *Celetes* como um todo é amplamente distribuído na região neotropical, de modo que as duas espécies utilizadas podem não ser representativas dessa distribuição.

As áreas onde cada terminal está presente foram atribuídas segundo dois diferentes padrões propostos na literatura. O primeiro é o das sub-regiões biogeográficas da região neotropical proposto por Morrone (2001). O segundo é uma modificação desse padrão proposta por Nihei e de Carvalho (2007), que separa a sub-região Amazônica em uma porção noroeste e outra sudeste. Essa separação tem origem na sugestão de Amorim e Pires (1996) de que a porção sudeste da Amazônia estaria historicamente mais relacionada à Mata Atlântica do que ao restante da sub-região Amazônica.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Filogenia

A – Filogenia obtida

As filogenias obtidas somente com os caracteres discretos e somente com os contínuos são bastante discordantes, assim como a estabilidade das árvores a diferentes valores de **k**. Para os caracteres discretos, a área mais estável foi aquela com valores de distorção entre 1 a 59% (Figura 2.2), que recuperaram a mesma árvore (Figura 2.3). Para os contínuos, a região mais estável foi aquela com distorção entre 52% e 79% (Figura 2.1), recuperando também uma única árvore (Figura 2.4).

Figura 2.2 Estabilidade das árvores obtidas somente com caracteres discretos aos valores de distorção da árvore. A mesma árvore é encontrada entre 1% e 59% de distorção.

Figura 2.1 Estabilidade das árvores obtidas somente com caracteres contínuos aos valores de distorção da árvore. Apenas uma árvore foi encontrada entre 52% e 79%.

Há poucos clados em comum entre as duas árvores, sendo sua maior semelhança a monofilia de *Anchylorhynchus* e do clado H (ver Figura 2.5). Um ponto importante a se destacar na árvore obtida com os caracteres contínuos é que a medida de suporte de Bremer relativo parece sofrer alguma distorção com o uso desse tipo de caráter. Todos os ramos exibem um suporte muito alto sob esta medida, incluindo aqueles que não foram encontrados uma única vez entre as 2000 reamostragens dos caracteres. Não conheço outro trabalho que tenha utilizado o suporte de Bremer relativo como medida de suporte em matrizes com caracteres contínuos, e esses resultados indicam cautela quanto a esta medida.

Figura 2.3 Filogenia obtida com caracteres discretos e $k = 0,75$ (distorção de 30%). O valor da reamostragem simétrica está acima e o do suporte de Bremer relativo abaixo de cada ramo. Comprimento = 482; IC = 37; IR = 56; fit = 56,7.

Figura 2.4 Filogenia obtida com caracteres contínuos e $k = 3,2$ (distorção de 65%). O valor da reamostragem simétrica está acima e o do suporte de Bremer relativo abaixo de cada ramo. Comprimento = 169,1; IC = 36; IR = 47; fit = 15,8.

Figura 2.5 Filogenia obtida com a matriz combinada e $k = 1$ (distorção de 35%). O suporte de Bremer relativo está indicado abaixo de cada ramo. O valor da reamostragem simétrica está acima e o do suporte de Bremer relativo abaixo de cada ramo. As letras em caixas abaixo dos ramos indicam o nome do clado a que é feito referência no texto. Comprimento = 666,2; IC = 36; IR = 52; fit = 67,8.

Quando as duas matrizes são combinadas, o resultado parece ser mais influenciado pelos caracteres discretos do que pelos contínuos (Figura 2.5). A região mais estável, na qual é encontrada a mesma árvore, se encontra entre os valores de distorção de 1% e 66% (Figura 2.6), que correspondem a valores de k entre 0,02 e 3,62. Em todos os cálculos que seguem, o valor de k adotado está entre esses dois ($k = 1$). Essa árvore, com 666,12 passos, **fit** de 93,3, índice de consistência 36 e índice de retenção 52, será a adotada nas discussões que seguem.

Assim como em Goloboff *et al.* (2006), o suporte de diversos ramos da análise combinada foi maior do que utilizando somente os caracteres discretos, apesar da grande diferença com relação à árvore obtida somente com caracteres contínuos. Isso reforça as conclusões do capítulo 1 – de que

árvores obtidas somente com base em caracteres contínuos podem ser falhas –, mas aponta que a combinação dos caracteres resulta em uma filogenia pelo menos mais bem suportada.

Testei também a inclusão de *A. parvus* na matriz de caracteres. Como esta espécie não foi analisada, os estados de cada caráter foram atribuídos segundo a descrição fornecida por Vaurie (1954). Isto resultou em 76 dos 101 caracteres discretos com dados ausentes, assim como todos os contínuos. As árvores resultantes foram semelhantes às aquelas sem essa espécie, para os respectivos valores de distorção (Figura 2.7). Em todas as resoluções mais estáveis, *A. parvus* é recuperado como grupo-irmão do clado C. O suporte desse agrupamento é bastante baixo, e a inclusão de *A. parvus* diminui o suporte de diversos ramos da árvore. Além disso, os caracteres que sustentam essa posição são principalmente os relacionados ao formato do pronoto (caracteres 80 e 81), que se mostraram bastante homoplásticos. Levando isso em consideração, junto com a quantidade de dados ausentes, não acredito que se possa ter muita confiança nessa topologia. Por conta disso, todas as discussões abaixo são feitas desconsiderando essa espécie.

Figura 2.6 Estabilidade das árvores obtidas com a matriz combinada aos valores de distorção da árvore. Entre 1% e 66% de distorção, apenas uma árvore é encontrada.

Figura 2.7 Filogenia obtida com a matriz combinada, incluindo *A. parvus*. O valor de *k* utilizado foi 1 (distorção de 36%). O valor da reamostragem simétrica está acima e o do suporte de Bremer relativo abaixo de cada ramo. Comprimento = 668,2; IC = 36; IR = 52; fit = 67,7.

Em todas as árvores, *Anchylorhynchus* é recuperado como um grupo monofilético e bem suportado. Apesar de vários de seus clados internos também possuírem um bom suporte na árvore preferida (Figura 2.5), os grupos mais basais não possuem um suporte tão grande e nem características morfológicas evidentes e não-homoplásticas. Diante desse cenário, não proponho nenhuma mudança taxonômica em nível genérico, e nem a formação de grupos de espécies.

B – Caracteres utilizados

Alguns caracteres descritos em trabalhos anteriores não foram utilizados na filogenia ou nas descrições das espécies, de modo que cabe aqui discutir porque não considere que tivessem valor taxonômico.

Vaurie (1954) menciona em suas descrições, além da coloração das escamas, a coloração do tegumento de diversas partes do corpo. Dependendo da densidade e da coloração das escamas, pode ser difícil

observar a cor do tegumento, especialmente nos élitros e no pronoto. Além disso, essa coloração só varia nas espécies com escamas de coloração não-uniforme. Em alguns casos, em conjunto com a cor das escamas; em outros, não. Essas variações ocorrem tanto dentro quanto entre espécies, e seria necessária uma grande amostra para afirmar em que casos a cor do tegumento acompanha a das escamas e em que caso não acompanha. Considerando que a coloração das escamas é muito mais fácil de ser avaliada, e na tentativa de evitar afirmações sobre a cor do tegumento que podem se mostrar falsas posteriormente, decidi fiz uma descrição da cor do tegumento menos aprofundada que a de Vaurie (1954).

Outro caráter que Vaurie (1954) descreve para todas as espécies é a carena pronotal. Em *Anchylorhynchus*, a divisão entre a porção dorsal e a ventral do protórax pode ser aguda ou arredondada, mas nunca chega a formar a carena bem distinta visível em outros grupos. Além disso, esse caráter possui variação contínua e varia também intraespecificamente, de acordo com o tamanho do espécime. Não consegui pensar em uma forma de medir ou documentar esse caráter adequadamente. Assim, para a maioria das espécies, a definição de um estado seria bastante subjetiva. Possivelmente, outras pessoas observando o mesmo material chegariam a outras conclusões. Diante de tudo isso, excluí esse caráter.

Praticamente todos os caracteres discutidos por Viana (1975) são utilizados aqui, porém com algumas diferenças. Suas descrições contam com vários caracteres invariáveis dentro do gênero, sendo alguns de difícil avaliação. Os caracteres invariáveis foram incluídos na descrição do gênero ou na análise filogenética, conforme o caso. Entre os caracteres de difícil visualização estão as pontuações do tegumento, quase sempre obscurecidas pelas escamas que as cobrem. Elas só são comentadas nos

casos em que são visíveis, isto é, quando as espécies possuem alguma área glabra ou com poucas escamas.

Entre os caracteres estudados por Franz (2006), alguns foram codificados de forma diferente. Não há aqui, por exemplo, um caráter sobre a forma geral do corpo, já que acredito que ele esteja implícito nas proporções apresentadas e nas descrições da forma de cada parte (especialmente dos élitros). Quanto à fôvea inter-orbital, que aparece como uma sinapomorfia de um clado de *Anchylorhynchus* em sua análise, ela possui grande variação intraespecífica. Além disso, a sua presença pode não ser notada devido às escamas que cobrem a cabeça. Todos os indivíduos, contudo, possuem pelo menos uma depressão na região entre os olhos, de modo que me refiro a essa depressão nas descrições, podendo a fôvea estar ausente ou presente.

A [Tabela 2.2](#) lista as medidas obtidas para a formação dos caracteres contínuos e as abreviações que serão utilizadas abaixo para se referir a cada uma delas, e a [Tabela 2.3](#) contém a quantidade de espécimes medidos em cada espécie. Todas as razões utilizadas para os caracteres contínuos mostraram uma relação linear entre numerador e denominador, de modo que somente a correção de intercepto foi realizada. Essa correção, contudo, resultou em uma distorção bastante séria em vários dos caracteres (ver um exemplo da discussão do caráter 1), de modo que optei por utilizar nas árvores finais as razões sem correção para o tamanho.

Dado o alto grau de homoplasia observado nos caracteres contínuos, são discutidos apenas seus padrões gerais de evolução, sem se ater a cada pequena mudança observada. A discussão de cada um desses caracteres é acompanhada de uma figura que ilustra a otimização realizada pelo TNT. Para cada caráter, são apresentados os índices de consistência (**IC**) e retenção (**IR**), e também o valor de **fit**, todos

multiplicados por 100. O valor de **fit** indica o peso que um caráter recebeu sob pesagem implícita, como uma proporção do peso de um caráter não homoplástico.

Os caracteres discretos são todos discutidos com referência a uma otimização com transformação acelerada (ACCTRAN), mostrada nas [Figura 2.40-Figura 2.42](#). A matriz de caracteres é apresentada na [Tabela 2.4](#).

Tabela 2.2 Medidas obtidas dos espécimes de *Derelomini* estudados. São apresentadas as vistas das fotografias ou ilustrações de onde foram tiradas as medidas, bem como a abreviação utilizada ao longo do texto.

Vista	Medida	Abreviação
Dorsal, com linha imaginária entre os olhos paralela ao plano da mesa	Largura da cabeça Distância entre os olhos acima	LC DO
	Largura do rostro na base	LB
	Largura do rostro no ápice	LA
Dorsal, com ápice e base do pronoto no mesmo plano focal	Comprimento do pronoto na linha mediana Maior largura do pronoto	CP LP
Dorsal, com escutelo paralelo ao plano mesa	Comprimento do escutelo na linha mediana Maior largura do escutelo	CES LES
Dorsal, com margem lateral de um élitro paralelo ao plano da mesa	Maior largura de um élitro	LEL
Lateral, com rostro paralelo ao plano da mesa	Comprimento do rostro	CR
Lateral, com um olho paralelo ao plano da mesa	Distância entre porção mais ventral e mais dorsal do olho Distância entre porção mais anterior e mais posterior do olho	AO LO
Lateral, com margem interna de um élitro paralelo ao plano da mesa	Comprimento em linha reta entre a base e o ápice de um élitro	CEL
Ventral, com linha imaginária entre os olhos paralela ao plano da mesa	Distância entre os olhos abaixo	DV
Ventral com ápice e base do prosterno no mesmo plano focal	Distância entre o ápice do processo prosternal e o ápice do prosterno na linha mediana Largura da coxa perpendicular a CPS	CPS LCX
Perna montada em lâmina	Largura e comprimento do fêmur Largura e comprimento da tíbia	LF, CF LT, CT
Antena montada em lâmina	Comprimento e maior largura das seguintes partes: Escapo Antenômeros I-VII do funículo	CAE, LAE CA1-7, LA1-7
	Clava	CCL, LCL
Genitália masculina em vista dorsal	Largura na base do edeago	LED
Genitália masculina em vista lateral	Comprimento do edeago seguindo a curvatura pela região ventral Maior altura do edeago Comprimento de um apódema seguindo sua curvatura Comprimento da projeção ventral do edeago	CED AED CAP CEV

Tabela 2.3 Quantidade de espécimes de *Anchylorhynchus*, *Andranthobius*, *Celetes* e *Elaiedobius* medidos. Lista em ordem alfabética. **A**, medidas da antena; **P**, medidas da perna; **G**, medidas da genitália masculina. As demais abreviações seguem a lista da [Tabela 2.2](#).

ESPÉCIE	LC		DO		LB		LA		CR		CP		LP		CES		LES		DV		AO		LO		CEL		LEL		CPS		LCX		A, P G	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♂	♀
<i>A. aegrotus</i>	6	8	6	8	6	8	6	8	6	8	6	8	6	8	6	6	6	6	3	7	3	7	3	7	6	8	6	8	5	5	5	5	2	1
<i>A. albidus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	
<i>A. amazonicus</i>	5	7	5	7	5	7	5	7	5	7	5	7	5	7	5	7	5	7	4	3	4	3	4	3	5	7	5	7	5	3	5	3	1	1
<i>A. bicarinatus</i>	9	13	9	13	9	13	9	13	9	13	9	13	9	13	8	13	8	13	2	5	2	6	2	6	9	12	9	12	3	7	3	7	1	1
<i>A. bicolor</i>	6	8	6	8	6	8	6	8	6	8	6	8	6	8	6	7	5	7	0	3	0	3	0	3	6	7	6	7	4	4	4	4	1	1
<i>A. bucki</i>	5	4	5	4	5	4	4	4	4	4	5	4	5	4	4	3	4	3	2	1	2	1	2	1	5	4	5	4	2	1	2	1	1	1
<i>A. burmeisteri</i>	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	4	3	4	3	5	6	5	6	3	4	3	4	1	1
<i>A. camposi</i>	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	6	7	6	3	4	3	4	3	4	7	7	7	7	5	3	5	3	1	1
<i>A. minimus</i>	5	9	5	9	5	9	5	9	5	9	5	9	5	9	5	9	5	9	2	5	2	5	2	5	5	9	5	9	4	5	4	5	1	1
<i>A. sp. nov. 1</i>	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	1	1
<i>A. sp. nov. 2</i>	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	0	1	0	1	0	1	6	5	6	5	2	2	2	2	1	1
<i>A. sp. nov. 3</i>	5	4	5	4	5	4	5	4	5	4	5	4	5	4	5	4	5	4	2	2	2	2	2	2	5	4	5	4	4	3	4	3	1	1
<i>A. sp. nov. 4</i>	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	3	5	3	5	3	5	5	6	5	6	5	5	5	5	1	1
<i>A. sp. nov. 5</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5	4	5	1	1	1	1	1	1	5	5	5	5	3	5	3	5	1	1
<i>A. sp. nov. 6</i>	3	1	3	1	3	1	3	1	3	1	3	1	3	1	3	1	3	1	1	1	1	1	1	1	3	1	3	1	3	1	3	1	1	1
<i>A. sp. nov. 7</i>	3	5	3	5	3	5	3	5	3	5	3	5	3	5	3	5	3	5	3	4	3	5	3	5	3	5	3	5	3	3	3	3	1	1
<i>A. sp. nov. 8</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	2	3	1	2	1	2	5	5	5	5	4	5	4	5	1	1
<i>A. sp. nov. 9</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	2	3	3	3	3	3	5	5	5	5	3	3	3	3	1	1
<i>A. trapezicollis</i>	6	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6	7	6	7	4	4	3	4	3	4	6	7	6	7	4	4	4	4	1	1
<i>A. tremolerasi</i>	26	28	26	28	26	28	26	28	26	28	26	28	26	28	25	28	25	28	10	12	10	12	10	12	25	28	25	28	14	19	14	19	3	1
<i>A. tricarinatus</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	1	2	1	2	1	1
<i>A. variabilis</i>	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	4	5	4	5	4	5	5	6	5	6	2	4	2	4	1	1
<i>A. vittipennis</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	3	2	3	2	3	2	5	5	5	5	2	4	2	4	1	1	
<i>An. bondari</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1
<i>C. binotatus</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1
<i>C. langei</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1
<i>E. kamerunicus</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1
<i>E. subvittatus</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1

Tabela 2.4 Matriz de caracteres, incluindo *Anchylorhynchus parvus*, caracteres contínuos e discretos.

	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4
<i>A. aegrotus</i>	0.953-0.966	0.483-0.520	0.075-0.100	0.184-0.206	0.474-0.496	0.75-0.75	0.000-0.009	0.108-0.116	0.523-0.523	1.163-1.163	0.309-0.309	1.258-1.258	1.549-1.579	0.388-0.396
<i>A. albidus</i>	0.012-0.012	0.947-0.947	1.2-1.2	0.348-0.348	0.385-0.385	0.482-0.482	0.237-0.237	0.141-0.141	0.262-0.262	0.731-0.731	0.22-0.22	1.415-1.415	1.33-1.33	0.653-0.653
<i>A. amazonicus</i>	0.578-0.578	0.338-0.338	0.369-0.369	0.475-0.475	0.659-0.659	0.375-0.375	0.192-0.192	1.275-1.275	0.223-0.223	0.718-0.718	0.078-0.078	0.599-0.599	1.356-1.380	0.926-0.943
<i>A. bicarinatus</i>	2-2	1.418-1.418	0.695-0.695	0.204-0.204	1.229-1.229	0.738-0.738	0.031-0.031	0.992-0.992	0-0	0.51-0.51	0.165-0.165	1.058-1.058	1.154-1.163	0.409-0.422
<i>A. bicolor</i>	0.05-0.05	0-0	0.066-0.066	0-0	0.298-0.298	2-2	0.08-0.08	1.612-1.612	0.516-0.516	0.704-0.704	0.311-0.311	1.53-1.53	1.572-1.609	0.706-0.732
<i>A. bucki</i>	0.674-0.674	0.12-0.12	0.205-0.205	0.033-0.033	0.725-0.725	0.765-0.765	0.021-0.021	1.342-1.342	0.197-0.197	0.522-0.522	0.178-0.178	0.93-0.93	1.962-2.000	0.000-0.009
<i>A. burmeisteri</i>	0.729-0.729	0.518-0.518	0.476-0.476	0.238-0.238	0.918-0.918	0.488-0.488	0.106-0.106	1.628-1.628	0.341-0.341	0.232-0.232	0.206-0.206	1.615-1.615	1.175-1.194	0.682-0.698
<i>A. camposi</i>	0.726-0.726	0.486-0.486	0.212-0.212	0.174-0.174	0.564-0.564	0.594-0.594	0.236-0.236	1.14-1.14	0.241-0.241	0.912-0.912	0.062-0.062	2-2	1.350-1.383	0.519-0.531
<i>A. minimus</i>	1.277-1.277	1.407-1.407	1.045-1.045	0.308-0.308	2-2	0.669-0.669	0.287-0.287	0.222-0.222	0.234-0.234	0.169-0.169	0.268-0.268	1.054-1.054	0.903-0.937	0.749-0.777
<i>A. parvus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>A. sp. nov. 1</i>	0.716-0.716	0.859-0.859	0.281-0.281	0.184-0.184	0.97-0.97	0.548-0.548	0.176-0.176	0.952-0.952	0.524-0.524	0.87-0.87	0.324-0.324	0.94-0.94	1.707-1.707	0.579-0.579
<i>A. sp. nov. 2</i>	0.55-0.55	0.654-0.654	0-0	0.222-0.222	0.115-0.115	0.44-0.44	0.185-0.185	0.714-0.714	0.311-0.311	1.391-1.391	0.1-0.1	1.976-1.976	1.28-1.28	1.058-1.073
<i>A. sp. nov. 3</i>	1.124-1.124	1.25-1.25	1.863-1.863	0.575-0.575	0-0	0.302-0.302	0.373-0.373	1.424-1.424	0.258-0.258	1.003-1.003	0.105-0.105	1.48-1.48	1.221-1.265	1.393-1.411
<i>A. sp. nov. 4</i>	0-0	0.255-0.255	0.035-0.035	0.11-0.11	0.421-0.421	1.019-1.019	0.117-0.117	2-2	0.337-0.337	0.284-0.284	0.316-0.316	1.466-1.466	1.355-1.373	0.525-0.539
<i>A. sp. nov. 5</i>	0.433-0.433	1.026-1.026	0.757-0.757	0.437-0.437	0.184-0.184	0.329-0.329	0.184-0.184	0.956-0.956	0.173-0.173	0.676-0.676	0.079-0.079	0.568-0.568	1.644-1.644	1.042-1.057
<i>A. sp. nov. 6</i>	0.227-0.227	1.058-1.058	1.849-1.849	0.337-0.337	0.383-0.383	0.263-0.263	0.11-0.11	0.826-0.826	0.834-0.834	2-2	0.299-0.299	1.169-1.169	1.136-1.136	1.103-1.103
<i>A. sp. nov. 7</i>	0.931-0.931	2-2	1.513-1.513	2-2	0.328-0.328	0-0	2-2	1.447-1.447	0.211-0.211	0.603-0.603	0.104-0.104	0.965-0.965	0.330-0.351	1.828-2.000
<i>A. sp. nov. 8</i>	0.587-0.587	0.62-0.62	0.725-0.725	0.354-0.354	0.651-0.651	0.536-0.536	0.088-0.088	0.805-0.805	0.046-0.046	0.293-0.293	0-0	1.76-1.76	1.165-1.192	1.065-1.074
<i>A. sp. nov. 9</i>	0.453-0.453	1.381-1.381	0.483-0.483	0.137-0.137	1.188-1.188	0.737-0.737	0.388-0.388	1.06-1.06	0.103-0.103	0.71-0.71	0.127-0.127	1.416-1.416	1.033-1.048	0.774-0.783
<i>A. trapezicollis</i>	0.596-0.596	1.383-1.383	2-2	0.516-0.516	1.099-1.099	0.378-0.378	0.151-0.151	0.49-0.49	0.448-0.448	1.272-1.272	0.19-0.19	1.067-1.067	1.031-1.045	1.054-1.069
<i>A. tremolerasi</i>	0.435-0.474	0.486-0.504	0.434-0.456	0.219-0.227	1.614-1.663	0.715-0.720	0.077-0.078	1.242-1.252	0.543-0.543	0.456-0.456	0.366-0.366	1.732-1.732	1.317-1.334	0.893-0.903
<i>A. tricarinatus</i>	0.677-0.677	1.743-1.743	0.914-0.914	0.436-0.436	0.657-0.657	0.592-0.592	0.239-0.239	0.727-0.727	0.521-0.521	1.421-1.421	0.27-0.27	0.836-0.836	1.46-1.46	0.574-0.574
<i>A. variabilis</i>	0.236-0.236	1.434-1.434	0.609-0.609	0.142-0.142	0.531-0.531	0.509-0.509	0.049-0.049	0-0	0.247-0.247	0-0	0.109-0.109	1.413-1.413	0.988-1.016	0.606-0.613
<i>A. vittipennis</i>	0.623-0.623	0.654-0.654	0.867-0.867	0.347-0.347	0.889-0.889	0.54-0.54	0.142-0.142	1.092-1.092	0.439-0.439	0.46-0.46	0.079-0.079	0.056-0.056	1.001-1.030	0.665-0.690
<i>An. bondari</i>	?	?	?	?	?	0.665-0.665	0.04-0.04	0.07-0.07	2-2	1.179-1.179	0.83-0.83	?	0.000-0.028	0.641-0.653
<i>C. binotatus</i>	?	?	?	?	?	0.469-0.469	0.099-0.099	0.361-0.361	0.731-0.731	1.351-1.351	0.309-0.309	0-0	1.637-1.643	0.829-0.877
<i>C. langei</i>	?	?	?	?	?	0.449-0.449	0.189-0.189	0.316-0.316	1.159-1.159	1.14-1.14	0.486-0.486	0.085-0.085	1.205-1.258	1.293-1.349
<i>E. kamerunicus</i>	?	?	?	?	?	0.654-0.654	0.209-0.209	1.257-1.257	0.558-0.558	0.373-0.373	0.894-0.894	?	1.177-1.194	0.642-0.797
<i>E. subvittatus</i>	?	?	?	?	?	0.705-0.705	0.152-0.152	1.327-1.327	1.534-1.534	1.936-1.936	2-2	?	1.125-1.150	0.528-0.737

Tabela 2.4 (continuação)

	0 1 5	0 1 6	0 1 7	0 1 8	0 1 9	0 2 0	0 2 1	0 2 2	0 2 3	0 2 4	0 2 5	0 2 6	0 2 7	0 2 8
<i>A. aegrotus</i>	0.213-0.261	1.151-1.190	0.00-0.01	0.126-0.162	0.761-0.806	0.321-0.379	0.161-0.173	0.884-0.927	0.533-0.573	1.375-1.425	1.093-1.134	0.055-0.091	0.011-0.038	1.230-1.269
<i>A. albidus</i>	0.388-0.388	1.561-1.561	0.577-0.577	0.879-0.879	1.141-1.141	0.577-0.577	0.161-0.161	0.886-0.886	0.846-0.846	?	1.951-1.951	0.712-0.712	0.056-0.056	1.307-1.307
<i>A. amazonicus</i>	0.159-0.234	1.187-1.246	0.430-0.462	0.472-0.533	0.881-0.932	0.257-0.304	0.296-0.317	0.973-1.020	1.280-1.317	0.811-0.826	1.477-1.525	0.298-0.361	0.401-0.436	0.849-0.887
<i>A. bicarinatus</i>	0.019-0.058	1.149-1.188	0.511-0.530	0.000-0.039	1.852-1.909	0.281-0.314	0.000-0.007	0.377-0.406	0.652-0.665	0.287-0.317	1.287-1.334	0.545-0.577	0.055-0.077	1.521-1.594
<i>A. bicolor</i>	1.984-2.000	1.023-1.066	0.431-0.443	0.524-0.560	0.903-0.927	0.463-0.490	0.095-0.099	1.073-1.126	0.936-0.994	?	1.077-1.116	0.395-0.405	0.233-0.260	0.725-0.800
<i>A. bucki</i>	0.329-0.329	1.377-1.449	0.723-0.742	0.239-0.260	0.504-0.564	0.862-0.884	0.056-0.056	0.992-1.045	0.000-0.005	1.081-1.150	1.770-1.826	0.732-0.768	0.061-0.116	0.731-0.744
<i>A. burmeisteri</i>	0.631-0.649	1.001-1.028	0.367-0.379	0.733-0.775	1.053-1.113	0.474-0.495	0.053-0.058	1.976-2.000	0.946-0.983	1.132-1.148	1.125-1.180	0.215-0.234	0.610-0.669	0.920-0.938
<i>A. camposi</i>	0.687-0.720	1.478-1.508	0.624-0.631	0.613-0.666	0.452-0.493	0.640-0.669	0.367-0.377	0.903-0.931	0.706-0.749	1.929-2.000	1.337-1.381	0.613-0.642	0.410-0.439	0.710-0.732
<i>A. minimus</i>	0.393-0.415	1.429-1.494	0.157-0.171	1.845-2.000	1.921-2.000	0.111-0.221	0.109-0.117	0.25-0.28	1.303-1.338	0.578-0.625	1.876-1.913	0.00-0.02	0.780-0.838	1.929-2.000
<i>A. parvus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>A. sp. nov. 1</i>	0.698-0.698	1.717-1.717	0.229-0.229	0.705-0.705	0.842-0.842	0.474-0.474	0.071-0.071	1.232-1.232	0.805-0.805	1.637-1.637	1.152-1.152	0.299-0.299	0.371-0.371	0.869-0.869
<i>A. sp. nov. 2</i>	0.521-0.521	1.651-1.729	0.603-0.611	0.829-0.912	0.324-0.383	0.268-0.328	0.541-0.574	1.228-1.304	1.576-1.619	?	1.840-1.883	0.525-0.542	0.495-0.550	0.280-0.316
<i>A. sp. nov. 3</i>	0.441-0.463	1.949-2.000	0.232-0.278	0.927-0.980	1.042-1.106	0.002-0.024	0.245-0.270	1.256-1.404	1.975-2.000	1.775-1.835	1.895-1.999	0.214-0.232	0.280-0.299	1.359-1.402
<i>A. sp. nov. 4</i>	0.483-0.529	1.072-1.104	0.313-0.324	0.756-0.783	0.880-0.897	0.396-0.416	0.085-0.094	0.997-1.026	0.819-0.825	1.426-1.441	1.010-1.045	0.242-0.262	0.461-0.500	0.912-0.956
<i>A. sp. nov. 5</i>	1.201-1.201	1.335-1.412	0.569-0.596	0.759-0.814	0.594-0.619	0.251-0.270	0.39-0.41	0.887-0.949	1.711-1.721	1.974-1.974	1.25-1.31	0.482-0.501	0.655-0.698	1.246-1.430
<i>A. sp. nov. 6</i>	0.689-0.689	1.584-1.584	0.7-0.7	1.129-1.129	1.377-1.377	0.711-0.711	0.161-0.161	1.758-1.758	1.321-1.325	1.912-1.912	1.744-1.770	0.667-0.668	0.629-0.654	1.291-1.293
<i>A. sp. nov. 7</i>	0.306-0.328	0.762-0.809	0.758-0.784	0.144-0.199	1.065-1.122	1.023-1.082	0.049-0.059	0.900-0.936	1.196-1.243	0.649-0.658	0.045-0.055	0.469-0.473	0.450-0.464	0.987-1.042
<i>A. sp. nov. 8</i>	0.275-0.283	1.141-1.177	0.345-0.355	0.828-0.850	1.189-1.240	0.290-0.328	0.250-0.263	1.178-1.198	1.516-1.532	0.604-0.625	1.247-1.329	0.141-0.169	0.470-0.497	1.470-1.489
<i>A. sp. nov. 9</i>	0.272-0.284	0.949-0.967	0.711-0.734	0.30-0.33	1.267-1.339	0.318-0.376	0.298-0.311	0.663-0.698	1.149-1.187	0.590-0.591	0.886-0.940	0.787-0.808	0.219-0.228	1.440-1.484
<i>A. trapezicollis</i>	0.586-0.636	1.386-1.423	0.218-0.243	1.265-1.359	1.716-1.754	0.030-0.072	0.177-0.183	1.040-1.093	1.454-1.489	1.242-1.389	1.486-1.549	0.237-0.274	0.602-0.635	1.718-1.754
<i>A. tremolerasi</i>	0.533-0.555	0.881-0.906	0.236-0.250	1.072-1.126	1.095-1.122	0.543-0.564	0.078-0.082	1.145-1.175	1.153-1.176	1.436-1.474	0.792-0.831	0.076-0.095	0.560-0.582	1.317-1.355
<i>A. tricarinatus</i>	0.375-0.375	1.872-1.872	0.133-0.133	0.006-0.006	0.93-0.93	1.015-1.015	0.057-0.057	1.091-1.091	1.011-1.011	0.921-0.921	2-2	0.041-0.041	0-0	1.225-1.225
<i>A. variabilis</i>	0.068-0.074	1.325-1.346	0.268-0.287	0.964-1.039	1.641-1.689	0.230-0.265	0.053-0.079	1.306-1.366	0.685-0.701	0.000-0.018	1.412-1.468	0.245-0.261	0.641-0.681	1.793-1.838
<i>A. vittipennis</i>	0.000-0.062	0.953-1.001	0.310-0.323	1.045-1.128	1.575-1.633	0.318-0.339	0.152-0.170	0.956-0.987	0.882-0.921	0.419-0.463	0.693-0.759	0.198-0.216	0.490-0.537	1.630-1.723
<i>An. bondari</i>	0.858-0.925	0.000-0.041	0.862-0.980	0.739-0.836	0.277-0.330	0.000-0.026	1.879-2.000	0.499-0.523	1.527-1.573	1.663-1.663	0.000-0.045	1.442-1.508	0.514-0.552	0.450-0.498
<i>C. binotatus</i>	0.394-0.446	0.209-0.233	1.574-1.579	0.711-0.719	0.348-0.356	1.437-1.530	0.555-0.571	1.159-1.218	1.715-1.836	0.042-0.320	0.510-0.624	1.364-1.446	0.024-0.073	0.316-0.398
<i>C. langei</i>	0.037-0.105	0.184-0.213	1.961-2.000	0.838-0.850	0.135-0.154	1.936-2.000	0.596-0.602	0.896-0.948	0.057-0.068	0.429-0.431	0.292-0.376	1.998-2.000	0.596-0.747	0.602-0.606
<i>E. kamerunicus</i>	0.609-0.610	0.106-0.124	0.775-0.805	1.663-1.792	0.000-0.044	1.130-1.208	0.996-1.007	0.320-0.335	0.478-0.591	1.468-1.515	0.829-0.910	0.912-0.957	1.994-2.000	0.216-0.219
<i>E. subvittatus</i>	1.022-1.066	0.125-0.165	0.976-1.016	0.799-0.858	0.175-0.198	0.251-0.286	1.225-1.238	0.000-0.015	1.044-1.044	1.634-1.758	0.374-0.377	1.040-1.086	0.089-0.425	0.000-0.054

Tabela 2.4 (continuação)

	0	0	0	0	0	0000	0	000	0	00	00000000000000	00000000000000000000	0	0	0	0	0	0	0	000000	
	2	3		3	3	3333	3	344	4	44	44444555555555	555666666666667777777777	7	7	8	8	8	8	8	888889	
	9	0		1	2	3	4567	8	901	2	34	567890123456	789012345678901234567	8	9	0	1	2	3	4	567890
A. aegrotus	0.748-0.790	0.236-0.240	0.762-0.787	01	4	301002	101	0	10		201010201101	12102211111100?300201	1	0	1	1	3	1010120100			
A. albidus	1.129-1.129		?0.734-0.734	3	4	3210	2	001	1	22	0010112000??	?????????0????????2??	1	0	3	0	3	0	1	01010?	
A. amazonicus	0.928-0.956	0.410-0.442	0.679-0.717	12	4	3010	0	10101	22		00001020001101	212130211112012112212	1	023	023	0	1	000100			
A. bicarinatus	0.91-0.95	0.000-0.011	0.296-0.340	23	12	12011	0	11101	22		001010200010	111122011111102112221	1	1	1	1	1	1	020100		
A. bicolor	0.779-0.808	0.167-0.176	1.078-1.110	012	4	301001	101	0	22		001012210002	101022020010112400221	0	0	2	0	2	0	1	110100	
A. bucki	1.254-1.279	0.215-0.227	0.802-0.847	012	4	3010	0	101	0120		001010201101	121022121110002211211	0	0	1	0	1	1	1	100100	
A. burmeisteri	0.865-0.881	0.063-0.067	1.982-2.000	23	4	3010	0010101	21			001012200012	101022121010102301211	1	1	3	1	3	0	1	101100	
A. camposi	1.063-1.108	0.410-0.425	0.563-0.615	12	4	3010	0	101	0	22	001010200011	111113021101012111212	1	012	012	0	1	000100			
A. minimus	0.651-0.702	0.334-0.343	0.199-0.220	012	4	3010	0	101	0	22	001011211001	111120?21111102300211	1	0	2	0	2	0	1	010100	
A. parvus	?	?	?	1	4	?01?	? ?	? ?1	? ??		? ?101???????	???????????????????????	? ?	1	1	? ?	0	1	01?10?		
A. sp. nov. 1	0.738-0.738	0.288-0.288	1.16-1.16	12	4	3010	0	101	0	22	00101020000?	?????????0????2???2??	1	1	3	1	3	1	1	000110	
A. sp. nov. 2	1.212-1.251	0.743-0.743	0.980-1.022	12	4	3010	0	101	0	22	000010211011	121213021112012111212	1	0	1	012	0	1	000101		
A. sp. nov. 3	0.726-0.767	0.42-0.43	1.038-1.098	12	4	3010	00101	0	22		000010200001	111213021112012121212	0	0	3	0	3	1	1	020101	
A. sp. nov. 4	0.688-0.730	0.136-0.150	0.851-0.866	23	4	3010	0	101	0	22	1201012210012	101022010012102401210	1	1	201	201	1	110100			
A. sp. nov. 5	0.000-0.048	0.564-0.573	0.906-0.921	12	4	3010	0	10101	22		000010200011	021213021112012112212	0	0	2	023	0	1	000100		
A. sp. nov. 6	1.013-1.129	0.187-0.224	1.201-1.223	12	4	3010	00101	0	22		001010210001	121213020012012121222	0	0	1	0	101	1	020101		
A. sp. nov. 7	1.164-1.288	0.105-0.123	0.669-0.704	3	4	3202	0	101	1	22	002110200001	111212120210012101211	1	1	1	1	201	1	000112		
A. sp. nov. 8	0.733-0.739	0.414-0.418	0.888-0.941	23	4	3012	0	10101	22		000011200000	121213021112012111212	1	0	3	0	3	0	1	020100	
A. sp. nov. 9	0.840-0.874	0.431-0.440	0.670-0.679	23	4	311102	101	0	2201201010200001		111212021011012210201	1	1	1	0	1	0	10100101			
A. trapezicollis	0.610-0.652	0.309-0.318	0.958-0.971	012	4	3010	0010101	22			001010200001	111213020002012121212	0	0	3	0	301	1	020101		
A. tremolerasi	0.813-0.835	0.113-0.122	0.867-0.889	23	4	301023	10102	2201201012210002			1010221210101023002200101	201	201	101	1010100						
A. tricarinatus	1.329-1.329	0.123-0.123	0.979-0.979	012	2	2012	0	111	0	22	001010300000	101122122111112122212	1	1	3	1	301	1	010100		
A. variabilis	0.652-0.689	0.191-0.198	1.026-1.082	23	4	3012	0010102	10	1201011211102		111022020100012220201	0	0	3	0	3	1	1	120100		
A. vittipennis	0.762-0.810	0.240-0.275	0.843-0.860	23	4	3012	0	10101	10	201011210102	101022121101012210201	0	0	3	0	301	0	110100			
An. bondari	0.464-0.520	1.969-2.000	0.273-0.292	23	0	0?00	0	020	1	0?	00000000000000	010000000100000010000	1	0	1	0	1	0	4	0000?1	
C. binotatus	1.830-1.875	0.737-0.768	0.866-0.897	12	3	0000	0	001	0	10	001001000001	1241111100210002310011	0	0	0	0	0	0	2	012101	
C. langei	1.995-2.000	0.643-0.644	0.637-0.644	123	3	0200	0	2?0	0	20	0000000000001	103111101110002311010	0	0	0	0	0	0	3	0?0111	
E. kamerunicus	1.241-1.322	1.535-1.550	0.142-0.155	2	3	3000	0	000	0	0?	000000100000	102011000210001002010	2	0	3	0	3	1	2	0000?0	
E. subvittatus	0.661-0.722	1.489-1.529	0.000-0.023	01	3	3000	0	000	0	00	000000100001	002011100311001002100	1	0	1	0	1	0	4	0000?0	

Tabela 2.4 (continuação)

	000	00	0	0	0	0	1	1	1111111	1	111111	1	1111111111111111	
	999	99	9	9	9	9	0	0	0000000	0	111111	1	1112222222222333	
	123	45	6	7	8	9	0	1	2345678	9	012345	6	7890123456789012	
<i>A. aegrotus</i>	100021	0	01	01	0	1	0	2210012	0	311210	0	0101111010000003		
<i>A. albidus</i>	?10	00	0	0	0	0	0	2200011	0	210210	0	0202110010000001		
<i>A. amazonicus</i>	211	0101	0	0	0	001	3110011	0	210100020110211101100000					
<i>A. bicarinatus</i>	210	01	1	0	0	0	0	2200112	2	210122	2	1101111010000101		
<i>A. bicolor</i>	320	00	1	01	01	1	0	3210012	1	310100	2	1202010110000002		
<i>A. bucki</i>	320	20	1	1	1	1	0	2010011	0	210000	0	0102111010000001		
<i>A. burmeisteri</i>	320	11	1	01	01	1	0	3310012	0	311222	3	1212110110000001		
<i>A. camposi</i>	211	00	1	0	0	0	0	3200011	0	210200	2	1102111011000001		
<i>A. minimus</i>	210	01	0	0	0	0	1	3110011	0	310211	0	0201110110000001		
<i>A. parvus</i>	???	??	1	0	0	0	?	???	???	?	???	???	???	
<i>A. sp. nov. 1</i>	320	01	1	0	0	1	0	3300012	1	311222	2	1102011113000001		
<i>A. sp. nov. 2</i>	311	00	1	0	0	0	0	3210011	0	210211	2	1102111011000001		
<i>A. sp. nov. 3</i>	401	01	0	0	0	0	1	2100011	0	210200	2	1102110012000001		
<i>A. sp. nov. 4</i>	320	21	0	1	1	?	0	3210012	1	311202	2	1202010110000002		
<i>A. sp. nov. 5</i>	211	00	1	0	0	0	0	3210011012310122	2	1102111011000001				
<i>A. sp. nov. 6</i>	211	00	0	0	0	0	1	2210012	0	210211	1	0202110012000001		
<i>A. sp. nov. 7</i>	001	00	0	0	0	0	0	023300012	0	211011	0	0202111110000001		
<i>A. sp. nov. 8</i>	311	00	0	0	0	0	1	3210012	1	210200	0	1101110111000001		
<i>A. sp. nov. 9</i>	101011	1	01	0101	0	123200012	1	211111	0	0201110110000001				
<i>A. trapezicollis</i>	201	01	0	0	0	001	1	2110011	0	210211	1	0202110012000001		
<i>A. tremolerasi</i>	210021	001201201	001	3111012	0	311200	2	1212010110000002						
<i>A. tricarinatus</i>	100	01	1	0	0	0	0	2300112	2	211112	2	1202110110000004		
<i>A. variabilis</i>	100	01	0	0012	101	1	1?	00012	?	111211	1	0223210110000001		
<i>A. vittipennis</i>	100	21	0	12	12	?	1	0	3210011	0	310211	1	0212111110000001	
<i>An. bondari</i>	100	00	0	0	0	0	0	0?	00000	?	000000	4	200310??00001?0?	
<i>C. binotatus</i>	100	00	1	0	0	0	0	1?	00001	?	111211	1	0001010000000000	
<i>C. langei</i>	100020	1	0	0	0	0	1	0?	00000	?	011100	4	0001110000010000	
<i>E. kamerunicus</i>	210	00	1	2	2	0	?	1	0?	00000	?	000011	0	000100?00010001?
<i>E. subvittatus</i>	210	00	1	0	0	0	0	0?	00000	?	000011	0	000000?00000001?

Figura 2.8 Otimização do caráter 1. Nesta e nas figuras que seguem a cor preta indica o estado 2, e a cor cinza mais clara o estado 0. A otimização foi feita no TNT, que segue o algoritmo de Goloboff *et al.* 2006. As cores representam a média do intervalo atribuído pelo programa a cada ramo. Dados faltantes são identificados por um ramo tracejado.

Caracteres contínuos

1. Macho, antenômero I do funículo, largura com relação ao antenômero II.

IC: 35, IR: 22, f: 21.

Cálculo: LA1/LA2.

Mínimo: 0,89; Máximo: 1,52.

Este caráter é bastante homoplástico, havendo várias ocorrências independentes de aumento relativo da largura do antenômero I, especialmente pronunciado nas espécies de tamanho pequeno – *A. minimus* e *A. bicarinatus* (Figura 2.8). O antenômero I ligeiramente mais fino que o antenômero

II é uma sinapomorfia de *A. sp. nov. 4* e *A. bicolor*, homoplasticamente presente em *A. albidus*.

O grupo externo possui um antenômero a mais no funículo que *Anchylorhynchus* (caráter 49), dificultando a formulação de alguma hipótese de homologia primária entre os antenômeros. Franz (2006) afirma que há uma anulação no antenômero II do funículo de *Anchylorhynchus*, que seria provavelmente resultado de uma fusão dos antenômeros II e III dos demais Derelomini. Uma evidência adicional, segundo ele, é o maior comprimento desse artículo. Eu, contudo, não observei tal anulação, e o caráter 2 demonstra que, quando se leva todas as espécies de *Anchylorhynchus* em consideração, há uma grande variação no comprimento do antenômero II. Diante disso, decidi

Figura 2.9 Otimização do caráter 1 quando feita a correção de intercepto.

codificar como “dados ausentes” todos os caracteres relacionados a algum antenômero do funículo para o grupo externo.

A [Figura 2.9](#) ilustra a distorção causada nos dados pela aplicação do procedimento de correção de intercepto de Albrecht *et al.* (1993). Segundo essa otimização, *A. minimus* possuiria uma razão entre os antenômeros I e II próxima à do clado *A. amazonicus* + *A.*

sp. nov. 5 e bastante distinta de *A. bicarinatus*. *A. minimus* e *A. bicarinatus* são, no entanto, as duas espécies com antenômero I relativamente mais grosso, sendo esse caráter até mesmo utilizado para a diagnose da primeira espécie (Viana, 1975; Vaurie, 1954; Bondar, 1940b).

Esse mesmo tipo de distorção se repetiu em diversos caracteres. Embora me pareça lógico tentar retirar a informação do tamanho e a correlação entre os caracteres, essa metodologia claramente precisa de alguma modificação para evitar tais distorções. Como não consegui compreender a fonte do problema e, conseqüentemente, propor alguma melhora, preferi não realizar a correção de intercepto neste trabalho. É importante frisar, contudo, que a filogenia obtida com matriz combinada utilizando os dois procedimentos foi idêntica.

Macho, antenômero II, comprimento com relação ao antenômero I

Figura 2.10 Otimização do caráter 2.

redução dessa razão, que no entanto configuram sinapomorfias para alguns clados (Figura 2.10).

2. Macho, antenômero II do funículo, comprimento com relação ao antenômero I.

IC: 30, IR: 44, f: 18.

Cálculo: CA2/CA2.

Mínimo: 0,7; Máximo: 1,6.

No estado plesiomórfico, o antenômero II tem aproximadamente o mesmo comprimento do antenômero I. Há diversos eventos de aumento e

Macho, antenômero III, comprimento com relação ao antenômero I

Figura 2.11 Otimização do caráter 3.

3. Macho, antenômero III do funículo, comprimento com relação ao antenômero I.

IC: 29, IR: 44, f: 17.

Cálculo: CA3/CA1.

Mínimo: 0,5; Máximo: 1,1.

O estado plesiomórfico é o antenômero III um pouco menor que o antenômero I. Há uma redução ainda maior e independentemente na base do clado D e em algumas espécies do clado K. O antenômero III maior do que o antenômero I é uma sinapomorfia do clado O, homoplasticamente presente em *A. sp. nov. 7*. (Figura 2.11).

Figura 2.12 Otimização do caráter 4.

homoplasticamente presente em *A. camposi*. Em *A. bicolor* + *A. sp. nov. 4* e *A. bucki*, observa-se um alargamento ainda maior. O clado N possui como sinapomorfia um alongamento do antenômero VI, presente homoplasticamente em *A. amazonicus* + *A. sp. nov. 5*. Um alongamento independente e muito maior ocorre em *A. sp. nov. 7* (Figura 2.12).

4. Macho, antenômero VI, relação comprimento/largura

IC: 54, IR: 31, f: 37.

Cálculo: CA6/CA1.

Mínimo: 0,7; Máximo: 4,2.

O estado plesiomórfico é o antenômero VI apenas um pouco mais longo do que largo. O antenômero VI aproximadamente tão largo quanto longo é uma sinapomorfia do clado D,

Figura 2.13 Otimização do caráter 5.

5. Macho, clava, largura com relação ao antenômero VI do funículo.

IC: 27, IR: 12, f: 15.

Cálculo: LCL/LA6.

Mínimo: 1,2; Máximo: 2,1.

A clava varia de somente um pouco mais larga que o último antenômero do funículo até cerca de duas vezes mais larga nos espécimes examinados. Vaurie (1954) reporta uma clava três vezes mais larga que o funículo em *A. parvus*. Este caráter é bastante homoplástico, sendo observados diversos aumentos e reduções (Figura 2.13).

Figura 2.14 Otimização do caráter 6.

característica exacerbada em *A. sp. nov. 4* e *A. bicolor*, com novas reversões em *A. burmeisteri* e *A. vittipennis* + *A. variabilis*. A clava muito pequena é uma autapomorfia de *A. sp. nov. 7* (Figura 2.14).

6. Macho, clava, comprimento com relação ao funículo

IC: 51, IR: 46, f: 34.

Cálculo: CCL/ΣCA

Mínimo: 0,1; Máximo: 1,2.

Uma clava relativamente pequena com relação ao funículo é uma sinapomorfia de *Celetes* + *Anchylorhynchus*. A principal reversão ocorre no clado D, sendo essa

Figura 2.15 Otimização do caráter 7.

7. Macho, profêmur, relação comprimento/largura

IC: 62, IR: 38, f: 45.

Cálculo: CF/LF

Mínimo: 2,7; Máximo: 8,6.

O fêmur mais do que 3,2 vezes mais longo do que largo é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, com algumas reversões. A mais notável é a do clado E, no qual estão as espécies com fêmur mais robusto de toda a análise

(essa condição é homoplasticamente presente em *A. bicarinatus*). O fêmur mais do que 4 vezes mais longo do que largo é uma autapomorfia de *A. sp. nov. 7* (Figura 2.15).

Figura 2.16 Otimização do caráter 8.
clado F, surgindo também independentemente em outras linhagens (Figura 2.16).

8. Macho, tíbia, largura com relação ao fêmur.

IC: 22, IR: 31, f: 12.

Cálculo: LF/LT

Mínimo: 0,29; Máximo: 0,51.

Este é um dos caracteres com maior grau de homoplasia de toda a análise. O estado plesiomórfico é o fêmur bem mais largo que a tíbia. A tíbia mais robusta é uma sinapomorfia do

Figura 2.17 Otimização do caráter 9.

9. Macho, edeago, relação comprimento/largura

IC: 36, IR: 40, f: 22.

Cálculo: CED/LED

Mínimo: 1,8, Máximo: 6,4.

O edeago menos de três vezes mais longo do que largo é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*. Apesar da ocorrência de algumas reversões, essa razão nunca passa de 3,7 dentro do gênero (Figura 2.17).

Figura 2.18 Otimização do caráter 10.

10. Macho, edeago, relação comprimento/altura

IC: 23, IR: 27, f: 13.

Cálculo: CED/AED

Mínimo: 4,2; Máximo: 8,6.

O edeago fino em vista lateral é um sinapomorfia de *Anchylorhynchus*. Essa condição é revertida diversas vezes, especialmente dentro do clado K (Figura 2.18).

Figura 2.19 Otimização do caráter 11.

11. Macho, apódema, comprimento com relação ao edeago.

IC: 67, IR: 73, f: 50.

Cálculo: CED/CAP

Mínimo: 0,2; Máximo: 2,9.

Este é um dos caracteres contínuos com maior congruência com os caracteres discretos. O apódema mais longo que o edeago é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus* + *Celestes*. Dentro de *Anchylorhynchus*, o edeago maior do que 60% do comprimento do apódema está presente convergentemente em *A. sp. nov. 1*, *A. aegrotus*, *A. sp. nov. 6* e no clado F, com uma nova reversão em *A. burmeisteri* (Figura 2.19).

Figura 2.20 Otimização do caráter 12.

bastante curta, que considero homóloga. Como não foi observada estrutura similar em *Andranthobius* e *Elaiedobius*, foi marcada como dado faltante. Deste modo, a projeção ventral longa seria uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, bastante homoplástica dentro do gênero (Figura 2.20).

12. Macho, projeção ventral do edeago, comprimento com relação ao apódema.

IC: 26, IR: 36, f: 15.

Cálculo: CEV/CAP

Mínimo: 0,1; Máximo: 0,5.

Anchylorhynchus possui o edeago com uma área esclerotizada ventral que se estende além da inserção do apódema (caráter 122). Em *Celetes*, é possível observar uma extensão ventral do edeago

Figura 2.21 Otimização do caráter 13.

13. Olhos, relação altura/largura

IC: 33, IR: 23, f: 20.

Cálculo: AO/LO

Mínimo: 0,8; Máximo: 1,9.

No estado plesiomórfico, os olhos são ovais. Há, contudo, uma convergência em *A. sp. nov. 7* e *A. bondari*, que possuem olhos arredondados. Isso ocorre também, em menor grau, em *A. variabilis* + *A. vittipennis* e *A. minimus* (Figura 2.21).

Figura 2.22 Otimização do caráter 14.

enquanto que o rostro comprimento aproximadamente igual à largura da cabeça só é encontrado em *A. bucki* (Figura 2.22).

14. Macho, rostro, comprimento com relação à largura cabeça

IC: 40, IR: 47, f: 27.

Cálculo: CR/LC

Mínimo: 1,0; Máximo: 4,2.

O rostro longo é uma sinapomorfia do clado J, com uma reversão em *A. camposi*. O rostro pelo menos três vezes mais longo do que a largura da cabeça é uma autapomorfia de *A. sp. nov. 7*,

Figura 2.23 Otimização do caráter 15.

são uma convergência de *A. bicolor* e *A. sp. nov. 5* (Figura 2.23).

15. Macho, olhos, distância acima com relação à distância abaixo.

IC: 34, IR: 30, f: 21.

Cálculo: DO/DV

Mínimo: 0,5; Máximo: 1,7.

Os olhos mais afastados abaixo do que acima são uma sinapomorfia de *Celetes* + *Anchylorhynchus*, com diversas reversões. Em particular, olhos bem mais afastados acima do que abaixo

Figura 2.24 Otimização do caráter 16.

quantitativa permite observar, contudo, que esse alargamento sofreu reduções independentes nos clados F e *A. sp. 7 + A. sp. 9* (Figura 2.24).

16. Macho, rostro, largura no ápice com relação à largura na base.

IC: 34, IR: 60, f: 22.

Cálculo: LA/LB

Mínimo: 0,9; Máximo: 1,7.

O rostro alargado no ápice é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, como já havia sido notado de maneira qualitativa por todos os autores que trabalharam com o gênero. A análise

Figura 2.25 Otimização do caráter 17.

(Figura 2.25).

17. Macho, pronoto, relação comprimento/largura

IC: 38, IR: 48, f: 24.

Cálculo: LP/CP

Mínimo: 0,5; Máximo: 1,0.

O pronoto aproximadamente tão longo quanto largo só é encontrado em *Celetes*, enquanto que uma relação comprimento/largura de no máximo 0,7 é um sinapomorfia de *Anchylorhynchus*

Figura 2.26 Otimização do caráter 18.

o escutelo bastante alargado é encontrado em diversas linhagens, atingindo seu máximo em *A. minimus* (Figura 2.26).

18. Macho, escutelo, relação largura/comprimento

IC: 30, IR: 33, f: 19.

Cálculo: LES/CES

Mínimo: 0,6; Máximo: 2,5.

O escutelo mais longo do que largo surge pelo menos três vezes independentemente: no clado *A. sp. 7* + *A. sp. 9*, no clado *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus* e no ancestral do clado H. Já

Figura 2.27 Otimização do caráter 19.

19. Macho, élitros, largura com relação ao pronoto.

IC: 27, IR: 44, f: 16.

Cálculo: LP/LEL

Mínimo: 1,0; Máximo: 2,0.

Anchylorhynchus possui como sinapomorfia os élitros distintamente mais largos do que o pronoto. Dentro do gênero, contudo, a característica é bastante homoplástica (Figura 2.27).

Figura 2.28 Otimização do caráter 20.

condição alongada em *A. sp. nov. 7*, *A. camposi*, *A. tricarinatus* e *A. bucki*, que nunca apresentam a proporção observada em *Celetes* (Figura 2.28).

20. Macho, élitros, relação comprimento/largura.

IC: 26, IR: 13, f: 16.

Cálculo: CEL/LEL

Mínimo: 1,1; Máximo: 2,1.

Os élitros alargados são uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, homoplasticamente presente em *An. bondari* e *E. subvittatus*. Dentro do gênero, há reversões independentes à

Figura 2.29 Otimização do caráter 21.

21. Macho, prosterno, comprimento com relação à largura das coxas.

IC: 58, IR: 72, f: 43.

Cálculo: CPS/LCX

Mínimo: 0,7; Máximo: 3,8.

Este é um dos caracteres contínuos mais congruentes com a filogenia proposta. O prosterno curto é uma sinapomorfia de *Celetes* + *Anchylorhynchus*, sendo uma

sinapomorfia deste último o prosterno menor do que a largura das coxas. Há, contudo, uma reversão na base do clado J, com uma volta à condição curta independente em *A. sp. nov. 7* e clado N. A razão, contudo, nunca chega aos valores observados no grupo externo (Figura 2.29).

Figura 2.30 Otimização do caráter 22.

minimus e *A. bicarintus* é independente (Figura 2.30).

22. Macho, tamanho.

IC: 35, IR: 37, f: 22.

Cálculo: Média geométrica de LP, CP, LEL e CEL.

Mínimo: 0,7; Máximo: 3,0.

O tamanho grande é uma sinapomorfia de *Celetes* + *Anchylorhynchus*, com bastante homoplasia dentro do gênero. Em particular, a miniaturização de *A.*

Figura 2.31 Otimização do caráter 23.

23. Fêmea, rostro, comprimento com relação à largura cabeça

IC: 27, IR: 36, f: 16.

Cálculo: CR/LC

Mínimo: 1,0; Máximo: 3,9.

O dimorfismo no tamanho do rostro ocorre apenas no grupo externo e homoplasticamente em *A. sp. nov. 9*. No restante do gênero *Anchylorhynchus*, a evolução deste caráter segue a do caráter 14 (Figura 2.31).

Figura 2.32 Otimização do caráter 24. caráter, de modo que nessa espécie foi marcado como dado ausente (Figura 2.32).

24. Fêmea, olhos, distância acima com relação à distância abaixo.

IC: 21, IR: 32, f: 12.

Cálculo: DO/DV

Mínimo: 0,5; Máximo: 1,2.

O dimorfismo sexual nesta característica só foi observado no grupo externo. Nenhuma fêmea de *A. bicolor* analisada estava montada em uma posição tal que fosse possível observar o

Figura 2.33 Otimização do caráter 25.

25. Fêmea, rosto, largura no ápice com relação à largura na base.

IC: 24, IR: 39, f: 14.

Cálculo: LA/LB

Mínimo: 1,0; Máximo: 1,7.

Também nas fêmeas, o rosto alargado no ápice é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*. Essa condição, contudo, sofre uma reversão nas fêmeas de *A. sp. nov. 7*, que possuem o rosto tão largo no ápice quanto na base (Figura 2.33).

Figura 2.34 Otimização do caráter 26.

26. Fêmea, pronoto, relação comprimento/largura

IC: 37, IR: 54, f: 23.

Cálculo: LP/CP

Mínimo: 0,5; Máximo: 0,9.

O padrão exibido por esse caráter é igual àquele observado nos machos (caráter 17). As fêmeas, contudo, possuem o pronoto em geral menos alargado do que os machos (Figura 2.34).

Figura 2.35 Otimização do caráter 27.

27. Fêmea, escutelo, relação largura/comprimento

IC: 36, IR: 17, f: 22.

Cálculo: LES/CES

Mínimo: 0,6; Máximo: 2,4.

As fêmeas possuem, em geral, um escutelo mais estreito do que os machos. O grau com que isso ocorre, contudo, varia entre espécies. O escutelo mais longo do que largo é encontrado em várias linhagens, porém a condição mais alongada também une *A. tricarinatus* e *A. bicarinatus* (Figura 2.35).

Figura 2.36 Otimização do caráter 28.

28. Fêmea, élitros, largura com relação ao pronoto.

IC: 26, IR: 44, f: 16.

Cálculo: LP/LEL

Mínimo: 1,1; Máximo: 1,9.

Assim como nos machos, os élitros alargados em relação ao pronoto constituem sinapomorfia para *Anchylorhynchus*. Mesmo no grupo externo, contudo, as fêmeas possuem élitros proporcionalmente mais largos que os machos (Figura 2.36).

Figura 2.37 Otimização do caráter 29.

29. Fêmea, élitros, relação comprimento/largura.

IC: 30, IR: 13, f: 18.

Cálculo: CEL/LEL

Mínimo: 1,2; Máximo: 2,0.

Os élitros alargados são uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, homoplasticamente presente em *An. bondari* e *E. subvittatus*. Dentro do gênero, há várias reversões independentes à condição alongada. Uma diferença importante com relação aos machos são os élitros bastante alargados de *A. sp. nov. 5* com relação à sua espécie irmã *A. amazonicus* (Figura 2.37).

Figura 2.38 Otimização do caráter 30.

30. Fêmea, prosterno, comprimento com relação à largura das coxas.

IC: 59, IR: 77, f: 42.

Cálculo: CPS/LCX

Mínimo: 0,7; Máximo: 3,3.

A evolução deste caráter segue a do prosterno dos machos (caráter 21). As fêmeas, contudo, possuem um prosterno geralmente mais curto (Figura 2.38).

Figura 2.39 Otimização do caráter 31.

31. Fêmea, tamanho.

IC: 40, IR: 43, f: 25.

Cálculo: Média geométrica de LP, CP, LEL e CEL.

Mínimo: 0,7; Máximo: 3,3.

A evolução deste caráter segue a do tamanho dos machos (caráter 22). O grau de dimorfismo, no entanto, é variável. Em muitas espécies, as fêmeas são um pouco menores que os machos.

Isso não é observado, contudo na maior espécie analisada neste estudo (*A. burmeisteri*) (Figura 2.39).

Figura 2.40 Otimização dos caracteres discretos, utilizando transição acelerada (ACCTRAN) para os caracteres ambíguos.

Figura 2.41 Otimização dos caracteres discretos no clado J, utilizando transição acelerada (ACCTRAN) para os caracteres ambíguos.

Figura 2.42 Otimização dos caracteres discretos no clado B, utilizando transição acelerada (ACCTRAN) para os caracteres ambíguos.

Caracteres discretos

Nas discussões de caracteres que seguem, o estado 0 dos caracteres binários sempre representa o plesiomórfico. Nos casos em que o estado plesiomórfico de caracteres multiestado não é o estado 0, isso é comentado no texto. As ilustrações representam os estados presentes em *Anchylorhynchus*. As peças bucais do grupo-externo foram ilustradas por Franz (2006), e diversas ilustrações de *Celetes* podem ser encontradas em Valente (2005).

32. Rostro, tegumento, coloração.

- 0. Amarelado.
- 1. Avermelhado (Figura 2.209).
- 2. Castanho (Figura 2.210).
- 3. Preto (Figura 2.203).

Codificado como não ordenado.

IC: 50, IR: 0, f. 33.

A coloração do tegumento do rostro quase sempre possui variação intraespecífica. As únicas espécies codificadas sem polimorfismo foram *A. albidus* e *A. sp. nov. 7* (com rostro sempre preto) e *E. kamerunicus* (rostro sempre castanho). A maioria das espécies restantes foi codificada como um polimorfismo de 2 estados. A otimização resultante coloca o rostro castanho como plesiomórfico, e todas as mudanças como autapomórficas.

33. Macho, rostro, carenas longitudinais, quantidade.

- 0. Ausentes.
- 1. Duas (Figura 2.49).
- 2. Três (Figuras 2.47-2.48).
- 3. Cinco.
- 4. Sete (Figuras 2.43-2.46).

Codificado como não-ordenado.

IC: 100, IR: 100, f: 100.

As sete carenas longitudinais são uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, dispostas em cinco na região dorsal e par de carenas que acompanham os escrobos, sendo uma sinapomorfia do gênero.

A ausência de carenas é exclusiva de *An. bondari*, sendo que as demais espécies do grupo-externo possuem 5 carenas longitudinais. A redução para três carenas é uma sinapomorfia do clado *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus*, sendo que *A. bicarinatus* é polimórfico, com duas ou três carenas.

Figuras 2.43-2.49 Cabeça das espécies de *Anchylorhynchus*. **2.43** Macho de *A. sp. nov. 8*, mostrando as 5 carenas dorsais bem definidas. **2.44** Macho *A. sp. nov. 8*, mostrando a carena junto ao escrobo. **2.45** Fêmea de *A. sp. nov. 7*, mostrando as 5 carenas dorsais um tanto irregulares. **2.46** Fêmea de *A. sp. nov. 7*, mostrando as carenas laterais irregulares e indistintas próximo à base do rostro. **2.47** Macho de *A. tricarinatus*, mostrando as três carenas dorsais. **2.48** Macho de *A. bicarinatus* com três carenas. **2.49** Macho de *A. bicarinatus* com duas carenas.

34. Fêmea, rostro, carenas longitudinais, quantidade.

- 0. Ausentes (Figura 2.53).
- 1. Duas (Figura 2.49).
- 2. Três (Figuras 2.47-2.48).
- 3. Sete (Figuras 2.43-2.46).

Codificado como não-ordenado.

IC: 67, **IR:** 67, **f:** 50.

Nas fêmeas de *Derelomini*, o estado plesiomórfico está representado pela ausência de carenas no rostro, havendo surgimentos independentes em *Elaeidobius* e *Anchylorhynchus*. Dentro desse último gênero, não há dimorfismo sexual nessa característica.

35. Macho, rostro, carenas longitudinais, destaque.

0. Todas bem definidas (Figuras 2.43-2.44).

1. Bem definidas até próximo à base, com exceção do par adjacente ao escrobo.

2. Pouco definidas ao longo de toda a extensão (Figuras 2.45-2.46).

Codificado como não-ordenado.

IC: 33, **IR:** 0, **f:** 33.

Como *An. bondari* não possui carenas longitudinais, seu estado foi definido como dado ausente. A condição de todas as carenas bem definidas é plesiomórfica e todas as mudanças dessa condição são independentes. Em *A. albidus*, *A. sp. nov. 7* e *C. langei*, as carenas são um tanto irregulares e às vezes indistintas próximo à base. Em *A. sp. nov. 9*, isso só acontece com as carenas situadas ao longo do escrobo.

36. Rostro, escrobo, direção.

0. Direcionado obliquamente para baixo.

1. Paralelo ao rostro.

IC: 50, **IR:** 80, **f:** 50.

O escrobo paralelo ao rostro é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, com uma reversão em *A. sp. nov. 9*.

37. Macho, rostro, ápice, cobertura, tipo de escamas.

0. Microcerdas (Figuras 2.43-2.46).

1. Cerdas finas e alongadas (Figuras 2.48-2.49).

2. Escamas grossas, similares às mais basais (Figura 2.47).

Codificado como não-ordenado.

IC: 33, **IR:** 20, **f:** 20.

O estado plesiomórfico está representado pelo ápice do rostro coberto por microcerdas. As cerdas alongadas encontradas em *A. sp. nov. 9* e *A. bicarinatus* são uma convergência, enquanto que a presença de cerdas grandes é uma sinapomorfia em *A. bicarinatus* e *A. tricarinatus*, com uma posterior transição para o estado 2 nessa última espécie.

38. Macho, rostro, cerdas do dorso, coloração

0. Amareladas.

1. Alaranjadas.

2. Castanhas.

3. Pretas.

Codificado como não-ordenado.

IC: 50, **IR:** 0, **f:** 50.

O estado plesiomórfico são as cerdas amareladas. As cerdas alaranjadas de cor variável em *A. bicolor*, *A. tremolerasi*, *A. aegrotus* e *A. sp. nov. 9* surgiram independentemente, enquanto que as cerdas castanhas são uma autapomorfia de *A. albidus*.

39. Macho, rostro, cerdas do dorso próximas à base, formato

0. Setiformes.

1. Escamiformes.

2. Microcerdas.

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

Codificado como não-ordenado.

As cerdas escamiformes na base do rostro são uma sinapomorfia do clado A. Em várias espécies, há um certo polimorfismo, mas somente

em *A. albidus* e no grupo externo as cerdas da base do rostró claramente não são escamas. O estado 2 é uma autapomorfia de *C. langei*.

40. Macho, rostró, cerdas do dorso, direção

- 0. Direcionadas à carena central (Figura 2.52).
- 1. Direcionadas à base do rostró (Figuras 2.47-2.49).
- 2. Sem uma direção precisa.

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

Codificado como não-ordenado.

As cerdas do dorso sem uma direção precisa estão presentes somente em *An. bondari*, enquanto que as cerdas direcionadas à base do rostró são uma sinapomorfia do clado *A. tricarinatus* + *A. tricarinatus*. Devido ao tamanho reduzido, não foi possível avaliar a direção das cerdas de *C. langei*, codificado como dado ausente.

41. Macho, rostró, inserção antenal, posição

- 0. Mediana.
- 1. Apical.

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

A inserção antenal no ápice do rostró é uma sinapomorfia de *Celetes binotatus* e *Anchylorhynchus*. Esse caráter foi recuperado por Franz (2006) como uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*. De fato, a inserção antenal de *Anchylorhynchus* é, em geral, uma pouco mais apical do que a de *Celetes binotatus*. Sendo um pouco mais preciso, a de *C. binotatus* está no terço apical, enquanto que a de *Anchylorhynchus* está pelo menos no quarto apical do rostró. Nas demais espécies do grupo-externo, contudo, a inserção antenal nunca passa da metade do rostró. Valente (2005) observou que a inserção antenal varia de mediana a apical em *Celetes*.

42. Cabeça, tegumento, coloração com relação ao do rostro

0. Semelhante à do rostro (Figura 2.206).
1. Mais clara que a do rostro (Figuras 2.203-2.205).
2. Mais escura que a do rostro (Figura 2.225).

Codificado como não-ordenado.

IC: 33, IR: 0, f: 33.

Na condição plesiomórfica, a coloração da cabeça é semelhante à do rostro. *An. bondari*, *A. albidus* e *A. sp. nov.* 7 adquiriram independentemente o tegumento da cabeça amarelado, bem mais claro que o do rostro. A condição é polimórfica em outras nove espécies.

43. Cabeça, região dorsal, cerdas, tipo.

0. Todas muito pequenas e pouco visíveis.
1. Em parte grandes e bem visíveis e em parte muito pequenas, pouco visíveis (2.50-2.51).
2. Todas grandes bem visíveis (Figuras 2.43-2.49).

Codificado como não-ordenado.

IC: 50, IR: 60, f: 33.

O estado plesiomórfico são as escamas muito pequenas, evidenciando as pontuações do rostro. A cabeça totalmente coberta por escamas grandes é uma sinapomorfia de *Celetes* + *Anchylorhynchus*, com mudanças adicionais e independentes em *C. binotatus* e no clado H. Nessas espécies, parte das escamas da cabeça tem tamanho reduzido.

Figuras 2.51-2.50 *Anchylorhynchus aegrotus* e *A. variabilis*, mostrando a cabeça parcialmente coberta com escamas pequenas e pouco visíveis, voltadas para um ponto basal com relação ao centro dos olhos.

Figuras 2.52 Cabeça de *Anchylorhynchus burmeisteri*, mostrando as escamas voltadas para a base do rostro. **2.53** Cabeça de fêmea de *Celetes binotatus*, mostrando as escamas voltadas para um ponto basal com relação ao centro dos olhos.

44. Cabeça, região dorsal, cerdas, direção.

0. Direcionadas a um ponto basal com relação ao centro dos olhos (Figuras 2.50-2.51 e 2.53).

1. Direcionadas à base do rostro (Figura 2.52).

2. Direcionadas ao centro dos olhos (Figuras 2.43-2.49).

Codificado como não-ordenado.

IC: 67, IR: 83, f: 50.

O estado plesiomórfico são as cerdas da cabeça direcionadas para sua base. As escamas direcionadas ao centro dos olhos são uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, com uma reversão no clado H. As escamas direcionadas à base do rostro são uma autapomorfia de *A. burmeisteri*.

45. Cabeça, região dorsal, cerdas, coloração.

0. Uniformemente amareladas (Figuras 2.221-2.222).

1. Uniformemente escuras (Figura 2.226).

2. Bicolor (Figura 2.223-2.224).

Codificado como não-ordenado.

IC: 50, IR: 67, f: 50.

As cerdas amareladas são a condição plesiomórfica. Cerdas bicolores são uma sinapomorfia do clado I, sendo que em *A. variabilis* também se observam indivíduos com todas as cerdas escuras. A mesma condição polimórfica é observada em *A. sp. nov. 4. A. tremolerasi* e *A. sp. nov. 9* contam com indivíduos com os três estados.

46. Cabeça, região ventral, série de estrias transversais.

0. Ausentes (Figura 2.55).

1. Presentes (Figura 2.54).

IC: 100, IR: 100, f: 100.

As estrias transversais na região ventral da cabeça são uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*.

47. Macho, antena, escapo, comprimento com relação ao rostro.

- 0. Não atingindo a margem dos olhos (Figura 2.211).
- 1. Atingindo a margem dos olhos (Figura 2.209)
- 2. Ultrapassando a margem dos olhos (Figuras 2.204-2.205).

Codificado como aditivo.

IC: 50, **IR:** 75, **f:** 33.

O escapo atingindo a margem dos olhos é uma sinapomorfia de *C. binotatus* + *Anchylorhynchus*. Há uma reversão no clado L, com uma volta ao estado 1 em *A. trapezicollis* + *A. sp. nov.* 6. O escapo ultrapassando a margem dos olhos é uma autapomorfia de *A. sp. nov.* 7

Figura 2.54 Região ventral da cabeça de *Anchylorhynchus tremolerasi*, mostrando as estrias transversais bem marcadas. **Figura 2.55** Macho de *Celetes binotatus*, mostrando a ausência e estrias transversais.

48. Macho, antena, escapo, curvatura.

- 0. Reto (Figuras 2.56-2.63).
- 1. Curvo (Figura 2.64).

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

O escapo curvo é uma autapomorfia de *Anchylorhynchus sp. nov.*
7. O escapo das fêmeas é sempre reto.

49. Antena, funículo, número de artículos.

- 0. Sete.
- 1. Seis.

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

O funículo com seis artículos é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, também recuperada por Franz (2006).

Figuras 2.56-2.64 Antenas representativas da variedade observada nos machos de *Anchylorhynchus*. Todas as escalas correspondem a 500 µm. e escapo, f funículo, c clava. 2.56 *A. bicolor*. 2.57 *A. sp. nov.* 4. 2.58 *A. variabilis*. 2.59 *A. minimus*. 2.60 *A. trapezicollis* 2.61 *A. sp. nov.* 3. 2.62 *A. sp. nov.* 2. 2.63 *A. albidus*. 2.64 *A. sp. nov.* 7.

50. Mandíbula esquerda, margem externa, formato.

- 0. Não-sinuosa (Figuras 2.65-2.67, 2.71).
- 1. Levemente sinuosa (Figuras 2.68-2.70).
- 2. Bastante sinuosa (Figura 2.69).

IC: 29, IR: 58, f: 17.

Codificado como aditivo.

O estado plesiomórfico é a margem externa não-sinuosa. O estado 1 surge em *C. binotatus* + *Anchylorhynchus* e é perdido novamente no clado A. Surge depois, convergentemente, em *A. minimus*, *A. sp. nov.* 8 e *A. variabilis* + *A. vittipennis*. A margem externa bastante sinuosa é uma sinapomorfia do clado F.

51. Mandíbula esquerda, região dorsal, cerdas, configuração.

- 0. Uma bem curta.
- 1. Nenhuma.
- 2. Uma longa (Figuras 2.65,2.66,2.68-2.71).
- 3. Três (Figura 2.67).

IC: 100, IR: 100, f: 100.

Codificado como não-ordenado.

A presença de uma cerda curta é o estado plesiomórfico. A ausência de cerdas é uma sinapomorfia de *Elaeidobius* e a presença de uma cerda longa é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*. A presença de três cerdas é uma autapomorfia de *A. tricarinatus*.

Figuras 2.65-2.71 Mandíbula esquerda das espécies de *Anchylorhynchus*, em vista ventral. Todas as escalas representam 100 µm. 2.65 *A. amazonicus*. 2.66 *A. trapezicollis*. 2.67 *A. tricarinatus*. 2.68 *A. minimus*. 2.69 *A. tremolerasi*. 2.70 *A. variabilis*. 2.71 *A. aegrotus*.

52. Mandíbula esquerda, dente externo, direção com relação à margem externa.

- 0. Aproximadamente na mesma direção, não formando uma curva abrupta (Figuras 2.65-2.67,2.71).
- 1. Formando uma curva abrupta (Figuras 2.68-2.70).

IC: 20, IR: 43, f: 20.

A mandíbula com margem do dente externo regularmente curvada é o estado plesiomórfico. O estado apomórfico surge independentemente em *A. sp. nov. 2*, *A. sp. nov. 6*, *A. minimus*, *A. variabilis* + *A. vittipennis* e clado F. Há ainda uma reversão em *A. burmeisteri*.

53. Mandíbula esquerda, dente externo, formato do ápice.

- 0. Com ângulo bem marcado (Figuras 2.65, 2.66, 2.67 e 2.69).
- 1. Arredondado a truncado (Figuras 2.68, 2.70 e 2.71).

IC: 25, **IR:** 25, **f:** 25.

O estado plesiomórfico é o dente com um ângulo bem marcado no ápice. O ápice arredondado a truncado surge independentemente em *A. sp. nov. 2*, *A. minimus*, e no clado H, com uma reversão em *A. vittipennis*.

54. Mandíbula esquerda, dente interno, grau de desenvolvimento.

- 0. Bem desenvolvido (Figuras 2.65-2.69).
- 1. Indistinto a pouco desenvolvido (Figuras 2.70-2.71).

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

O dente interno ausente ou pouco desenvolvido é uma sinapomorfia do clado H. Como já observou Franz (2006), o grau de desenvolvimento desse dente é polimórfico. Contudo, nunca alcança aquele observado nas espécies codificadas com o estado 0.

55. Mandíbula esquerda, região molar, forma.

- 0. Não-sinuosa a levemente sinuosa (Figuras 2.66-2.71).
- 1. Claramente bissinuosa (Figura 2.65).

IC: 20, **IR:** 33, **f:** 20.

A região molar bissinuosa surge independentemente em *A. burmeisteri*, *A. sp. nov. 4*, *A. bicarinatus* e no clado K. Dentro deste último, há uma reversão no clado N.

57. Maxila esquerda, estipe, cerda ventral.

- 0. Ausente (Figura 2.72).
- 1. Presente (Figuras 2.73-2.80).

IC: 33, IR: 0, f: 33.

A presença de cerda ventral no estipe é uma sinapomorfia de *Elaeidobius*, *Celetes* e *Anchylorhynchus*. Há reversões, contudo, em *E. subvittatus* e *A. amazonicus* + *A. sp. nov. 5*, sendo o caráter polimórfico em *A. amazonicus* (de três indivíduos analisados, um não possuía a cerda).

58. Maxila esquerda, complexo gáleo-lacinial, comprimento com relação ao palpo.

- 0. Não atingindo o ápice do palpômero I (Figuras 2.74, 2.77 e 2.79).
- 1. Atingindo o ápice do palpômero I (Figuras 2.73, 2.75 e 2.76).
- 2. Ultrapassando o ápice do palpômero I (Figuras 2.72, 2.76 e 2.78).

Codificado como aditivo.

IC: 18, IR: 40, f: 10.

Este caráter é bastante homoplástico, possuindo 11 passos. O estado 0 é encontrado em *Elaeidobius*, *C. langei*, *A. tricarinatus*, *A. vittipennis* e clado F. O estado 1 é observado em *An. bondari*, *A. sp. nov. 7* + *A. sp. nov. 9*, *A. camposi*, *A. sp. nov. 3*, *A. trapezicollis*, *A. minimus*, *A. bicarinatus*, *A. variabilis* e o estado 2 em *C. binotatus*, *A. amazonicus* + *A. sp. nov. 5*, *A. sp. nov. 2*, *A. sp. nov. 8*, *A. sp. nov. 6*, *A. bucki*, *A. aegrotus*. Franz (2006) observou que o alongamento da lacinia é variável dentro de *Anchylorhynchus*, sendo que *A. aegrotus*, *A. trapezicollis*, *A. tricarinatus* e *A. variabilis* possuiriam a lacinia projetada, enquanto *A. eriospathae* possuiria a lacinia mais curta e arredondada. A última

espécie é aqui sinonimizada a *A. tremolerasi*, e de fato possui a lacínia curta (Figura 2.76). *A. tricarinatus*, contudo, também compartilha esse estado, sendo sua lacínia até mais arredondada (Figura 2.74).

59. Maxila esquerda, palpígero, cerdas, configuração.

- 0. Uma única cerda.
- 1. Uma cerda longa e diversas mais curtas (Figuras 2.72-2.80).
- 2. Duas cerdas aproximadamente com o mesmo tamanho, relativamente curtas.
- 3. Três cerdas com aproximadamente o mesmo tamanho, relativamente curtas.
- 4. Duas cerdas longas e duas curtas.

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

Codificado como não-ordenado.

Os estado 1 é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, sendo os demais estados encontrados somente no grupo-externo. Esse caráter também foi recuperado por Franz (2006) como uma sinapomorfia do gênero, convergentemente presente em algumas espécies de *Neopsilorhinus*.

60. Maxila esquerda, palpígero, porção ventral, formato.

- 0. Transversal (Figuras 2.77-2.80).
- 1. Aproximadamente tão longo quanto largo (Figuras 2.74-2.75).
- 2. Alongado (Figuras 2.72-2.73).

Codificado como aditivo.

IC: 50, **IR:** 89, **f:** 33.

A porção ventral transversal do palpígero é o estado plesiomórfico, sendo o formato aproximadamente tão longo quanto largo uma sinapomorfia de *Celetes* + *Anchylorhynchus*. Há uma reversão no clado E (as peças bucais de *A. sp. nov.* 1 não foram dissecadas). O palpígero

alongado surge no clado J, ocorrendo uma reversão para o estado 1 em *A. camposi*.

61. Maxila esquerda, palpígero, porção dorsal, formato da base.

- 0. Regularmente curvada, não formando um ângulo.
- 1. Formando um ângulo obtuso (Figuras 2.72-2.73).
- 2. Formando um ângulo agudo (Figuras 2.74-2.80).

Codificado como não-ordenado.

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

Nas espécies examinadas, o palpígero se estende sobre o estipe em vista dorsal. Plesiomorficamente, a margem da região mais basal é regularmente curvada. A base formando um ângulo obtuso é uma sinapomorfia de *Elaeidobius*, *Celetes* e *Anchylorhynchus*. A base formando um ângulo agudo é uma sinapomorfia do clado B.

62. Maxila esquerda, palpômero I, cerdas apicais, quantidade.

- 0. Ausentes (Figura 2.75).
- 1. Uma.
- 2. Duas (Figuras 2.74 e 2.77-2.80).
- 3. Três (Figuras 2.72-2.73).

Codificado como não-ordenado.

IC: 75, **IR:** 91, **f:** 50.

O estado plesiomórfico é a presença de apenas uma cerda apical. Uma mudança para duas cerdas é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, sendo a condição de três cerdas uma sinapomorfia do clado K. A ausência de cerdas ocorre homoplasticamente em *A. minimus* e *An. bondari*. Nesta última espécie, há três cerdas no palpômero I, mas não em posição apical. Aliada à informação da posição, o surgimento independente da condição de três cerdas em *An. bondari* e no clado K corrobora a idéia de que as duas condições não são homólogas. Franz

(2006) recuperou a presença de duas cerdas apicais como uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, sendo que nas demais espécies de Derelomini, observa-se no máximo uma cerda.

63. Maxila esquerda, palpômero I, cerdas apicais, comprimento.

0. Longas (Figuras 2.72-2.73 e 2.80).

1. Curtas (Figuras 2.74-2.79).

IC: 14, IR: 33, f: 14.

São consideradas longas as cerdas com comprimento maior do que a largura do palpômero I. As cerdas apicais curtas são uma sinapomorfia de *Elaeidobius*, *Celetes* e *Anchylorhynchus*. Ocorrem reversões, contudo, em *E. kamerunicus*, clado J, *A. bicarinatus*, *A. variabilis*, *A. sp. nov. 4* + *A. bicolor*. Dentro do clado J, a condição volta ao estado apomórfico em *A. sp. nov. 7*.

64. Maxila esquerda, palpômero I, formato.

0. Transversal.

1. Tão longo quanto largo (Figura 2.78).

2. Mais longo do que largo (Figuras 2.72-2.76 e 2.79-2.80).

Codificado como aditivo.

IC: 40, IR: 73, f: 25.

O estado plesiomórfico é o formato transversal. O palpômero I mais longo do que largo é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, com transições ao estado 1 em *A. bicarinatus*, *A. aegrotus* e *A. sp. nov. 4*.

65. Maxila esquerda, palpômero II, comprimento com relação ao palpômero I.

0. Mais longo (Figuras 2.73 e 2.80).

1. Aproximadamente tão longo quanto (Figuras 2.72 e 2.75-2.79).

2. Mais curto (Figura 2.74).

Codificado como aditivo.

IC: 29, IR: 44, f: 17.

O estado plesiomórfico é o palpômero II mais longo do que o palpômero I. Os dois palpômeros com aproximadamente o mesmo comprimento são uma sinapomorfia de *Celetes* + *Anchylorhynchus*, com reversões em *C. binotatus*, *A. sp. nov. 7*, *A. trapezicollis* + *A. sp. nov. 6*, *A. variabilis* e *A. sp. nov. 4* + *A. bicolor*. O estado 2 é uma autapomorfia de *A. tricarinatus*. Franz (2006) afirma que o palpômero II “distintamente mais alongado do que o mais curto e mais achatado palpômero I” é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, homoplasticamente presente nos gêneros *Omoides* e *Udeus*. O palpômero I de *Anchylorhynchus*, no entanto, é relativamente alongado (caráter 64). Não observei, portanto, uma diferença de forma tão grande entre os palpômeros, e em todas as espécies do grupo externo o palpômero II era claramente mais alongado do que o palpômero I (como se pode observar, inclusive, nas figuras de Franz, 2006).

66. Lábio, pré-mento, relação largura/comprimento.

- 0. Aproximadamente 2 (Figuras 2.82 e 2.85-2.86).
- 1. Aproximadamente 1,5 (Figuras 2.81, 2.83- 2.84 e 2.87-2.89).
- 2. Aproximadamente 1.
- 3. Mais longo do que largo, menor que 1.

Codificado como aditivo.

IC: 33, IR: 45, f: 14.

O estado 1 é plesiomórfico, ocorrendo um alongamento do pré-mento convergentemente em *C. binotatus*, *A. sp. nov. 7* e *Elaeidobius* (estado 2). Em *E. subvittatus*, esse alongamento é ainda maior, sendo o pré-mento mais longo do que largo. O alargamento do pré-mento (estado 0) ocorreu convergentemente em *A. albidus*, *A. sp. nov. 9*, *A. trapezicollis*

+ *A. sp. nov.* 6 e no clado D. Dentro desse, há uma reversão ao estado 1 no clado H.

Figuras 2.81-2.89 Lábios representativos da diversidade observada em *Anchylorhynchus*, em vista dorsal. Linhas pontilhadas indicam estruturas esclerotizadas na face ventral. As cerdas dos palpos foram ilustradas somente no lado esquerdo de cada figura, e as cerdas laterais-apicais do pré-mento somente do lado direito, para facilitar a visualização. As escalas correspondem a 50 μ m. **psm** pós-mento, **prm** pré-mento, **lig** língua **2.81** *A. amazonicus*. **2.82** *A. trapezicollis*. **2.83** *A. minimus*. **2.84** *A. tricarinatus*. **2.85** *A. tremolerasi*. **2.86** *A. bicolor*. **2.87** *A. bucki*. **2.88** *A. aegrotus*. **2.89** *A. variabilis*.

67. Lábio, pré-mento, margens laterais, formato.

0. Paralelas na região mediana (Figuras 2.81 e 2.83-2.88).

1. Divergentes na região mediana (Figuras 2.82 e 2.89).

IC: 25, IR: 25, f: 25.

O estado plesiomórfico é encontrado em *An. bondari* e homoplasticamente em *A. camposi*, *A. trapezicollis* e *A. variabilis*+*A. vittipennis*.

68. Lábio, pré-mento, região látero-apical, formato.

- 0. Retraído (Figuras 2.85-2.87 e 2.89).
- 1. Formando um ângulo reto (Figuras 2.83-2.84 e 2.88).
- 2. Lobado (Figuras 2.81 e 2.82).

Codificado como aditivo.

IC: 22, IR: 56, f: 13.

O estado 1 surge convergentemente em *E. subvittatus* e *Anchylorhynchus*. Há reversões independentes no clado D e em *A. sp. nov. 7*, com uma volta ao estado 1 em *A. aegrotus* e *A. vittipennis*. Os lobos no pré-mento surgem convergentemente no clado L e em *A. sp. nov. 4*.

69. Lábio, pré-mento, feixe de cerdas longitudinal central.

- 0. Ausente (Figuras 2.81-2.82 e 2.87-2.89).
- 1. Presente (Figuras 2.83-2.86).

IC: 50, IR: 83, f: 50.

O feixe de cerdas longitudinal é uma sinapomorfia do clado B, com uma reversão no clado H.

70. Lábio, pré-mento, feixes de cerdas oblíquos laterais.

- 0. Ausentes (Figuras 2.83, 2.85 e 2.87-2.88).
- 1. Presentes (Figuras 2.81-2.82, 2.84, 2.86 e 2.89).

IC: 25, IR: 73, f: 25.

Os feixes de cerdas oblíquos são uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, com uma reversão no clado B e posterior volta ao estado apomórfico em *A. tricarinatus*, *A. bicolor* e *A. vittipennis*+*A. variabilis*. Franz (2006) recuperou os feixes de cerdas oblíquos como

uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, presente em todas as espécies que ele analisou. Ele deve ter considerado, portanto, que as cerdas esparsas sobre o pré-mento de *A. aegrotus* (Figura 2.88) são homólogas ao feixe observado em outras espécies, assim como as cerdas em posição central de *A. eriospathae*, aqui sinonimizado a *A. tremolerasi*. (Figura 2.85)

71. Lábio, pré-mento, cerdas laterais-apicais, quantidade.

1. Uma.
2. 2-4.
3. Mais do que 5 (Figuras 2.81-2.89).

Codificado como não-ordenado.

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

O estado 2 é uma sinapomorfia de *Elaeidobius* e o estado 3 de *Celetes* + *Anchylorhynchus*. Franz (2006) recuperou o estado 3 como uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*. Algumas espécies de *Celetes*, contudo, também possuem diversas setas se estendendo pelas regiões lateral e apical do pré-mento (Valente, 2005). O pré-mento de *Celetes*, contudo, em geral não se estende lateralmente muito além dos palpos, de modo que não há muito espaço para cerdas apicais e a franja de cerdas é principalmente lateral. Por conta disso, Franz (2006) deve ter considerado as cerdas de *Celetes* e de *Anchylorhynchus* como não homólogas.

72. Lábio, pré-mento, lígula, desenvolvimento.

0. Presente e aproximadamente tão longa quanto o pré-mento.
1. Presente e com comprimento de cerca da metade do pré-mento (Figuras 2.81 e 2.84).
2. Presente e com comprimento menor que a metade do comprimento do pré-mento (Figuras 2.82, 2.87 e 2.89).

3. Presente, mas pouco evidente (Figuras 2.83, 2.85 e 2.88).

4. Ausente (Figura 2.86).

Codificado como aditivo.

IC: 36, IR: 67, f: 13.

A lígula bastante longa é o estado plesiomórfico, sendo o estado 3 presente no ancestral de *Celetes* + *Anchylorhynchus*. Dentro do último gênero, ela volta a se alongar, até o tamanho de metade do pré-mento, no clado J, e convergentemente em *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus*. Dentro do clado J, ocorre uma reversão ao estado 2 em *A. sp. nov. 9*. O estado 2 também surge na base do clado H, com uma reversão ao estado 3 em *A. aegrotus*. A lígula ausente é uma sinapomorfia de *A. sp. nov. 4* + *A. bicolor*.

73. Lábio, pré-mento, distância entre a inserção dos palpos.

0. Menos da metade da largura do palpômero I (Figuras 2.83, 2.85-2.86 e 2.88).

1. Cerca de metade da largura do palpômero I (Figuras 2.81 e 2.87).

2. Aproximadamente igual à largura do palpômero I (Figuras 2.82, 2.84 e 2.89).

Codificado como aditivo.

IC: 25, IR: 50, f: 14.

O estado plesiomórfico são os palpos labiais estão separados pela metade da largura do palpômero I. Essa distância diminui convergentemente em *Elaeidobius*, *A. sp. nov. 7*, *A. minimus*, *A. aegrotus* e clado F. A distância aumenta convergentemente em *A. tricarinatus*, *A. variabilis* e no clado O.

74. Lábio, palpômero I, formato.

0. Mais largo do que longo (2.83, 2.85-2.86 e 2.88-2.89).
1. Aproximadamente tão longo quanto largo (Figuras 2.82 e 2.87).
2. Mais longo do que largo (Figuras 2.81-2.84).

Codificado como aditivo.

IC: 20, IR: 38, f: 11.

O palpômero I pelo menos tão longo quanto largo estava presente no ancestral comum de *Elaeidobius*, *Celestes* e *Anchylorhynchus*. Há reversões independentes ao estado 0 em *C. binotatus*, *A. sp. nov. 9*, *A. minimus*, *A. tremolerasi*, *A. bicolor* e no grupo-irmão de *A. bucki*. O alongamento do palpômero I surge independentemente em *Elaeidobius*, *A. amazonicus* + *A. sp. nov. 5* e *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus*.

75. Lábio, palpômero I, cerdas basais ventrais, quantidade.

0. Uma.
1. Três longas.
2. Uma longa e diversas curtas (Figuras 2.81-2.89).

Codificado como não-ordenado.

IC: 10, IR: 100, f: 100.

O estado 1 é uma autapomorfia de *E. subvittatus* e o estado 2 é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*.

76. Lábio, palpômero II, comprimento com relação ao palpômero III.

0. Mais curto (Figuras 2.88-2.89).
1. Aproximadamente tão longo quanto (Figuras 2.81-2.84 e 2.87).
2. Mais longo (Figuras 2.85-2.86).

Codificado como aditivo.

IC: 25, IR: 25, f: 14.

O palpômero II aproximadamente tão longo quanto o terceiro está presente no ancestral de *Elaeidobius*, *Celestes* e *Anchylorhynchus*. Ocorrem reversões independentes ao estado 0 em *E. subvittatus*, *A. sp. nov. 9* e clado I. O palpômero II alongado é uma convergência de *A. sp. nov. 6*, *A. bicarinatus*, *A. tremolerasi* e *A. bicolor*.

77. Lábio palpômero III, cerdas laterais, quantidade.

- 0. Ausentes (Figura 2.85).
- 1. Uma (Figuras 2.83 e 2.86-2.89).
- 2. Duas (Figura 2.81-2.82 e 2.84).

Codificado como não-ordenado.

IC: 40, **IR:** 77, **f:** 25.

A presença de uma cerda no palpômero III é uma sinapomorfia de *C. binotatus* + *Anchylorhynchus*, ocorrendo reversões em *A. tremolerasi* e *A. sp. nov. 4*. Surge uma cerda adicional convergentemente no clado K e em *A. tricarinatus*.

78. Pronoto, margem posterior, formato.

- 0. Não lobada no meio (Figura 2.92).
- 1. Levemente lobada no meio (Figura 2.94).
- 2. Fortemente lobada no meio.

IC: 25, **IR:** 33, **f:** 14.

O estado 1 é o plesiomórfico, sendo o estado 2 uma autapomorfia de *E. kamerunicus*. O estado 0 surge no ancestral comum de *Celestes* e *Anchylorhynchus*. O estado 1 surge novamente em *A. sp. nov. 5*, clado O, *A. bicolor* e no clado H. Dentro desse último, há uma nova reversão em *A. aegrotus*. Em *A. tremolerasi*, há indivíduos com base não lobada e também levemente lobada.

Figura 2.90-2.111 Pronoto das espécies de *Anchylorhynchus*. As setas indicam a direção das escamas na posição em que elas se encontram. Para cada espécie, o pronoto do macho corresponde à figura à esquerda. As escalas correspondem a 500 μ m. **2.90-2.91** *A. albidus*. **2.92-2.93** *A. sp. nov.* 7. **2.94-2.95** *A. sp. nov.* 9. **2.96-2.97** *A. camposi*. **2.98-2.99** *A. amazonicus*. **2.100-2.101** *A. sp. nov.* 5. **2.102-2.103** *A. sp. nov.* 2. **2.104-2.105** *A. sp. nov.* 8. **2.106-2.107** *A. sp. nov.* 3. **2.108-2.109** *A. trapezicollis*. **2.110-2.111** *A. sp. nov.* 6.

Figura 2.112-2.135 Pronoto das espécies de *Anchylorhynchus*. As setas indicam a direção das escamas na posição em que elas se encontram. Para cada espécie, o pronoto do macho corresponde à figura à esquerda. As escalas correspondem a 500 μ m. 2.112-2.113 *A. minimus*. 2.114-2.115 *A. bicarinatus*. 2.116-2.117 *A. tricarinatus*. 2.118-2.119 *A. sp. nov. 1*. 2.120-2.121 *A. burmeisteri*. 2.122-2.123 *A. tremolerasi*. 2.124-2.125 *A. bicolor*. 2.126-2.127 *A. sp. nov. 4*. 2.128-2.129 *A. bucki*. 2.130-2.131 *A. aegrotus*. 2.132-2.133 *A. variabilis*. 2.134-2.135 *A. vittipennis*.

79. Macho, pronoto, margens laterais, regularidade da curvatura.

- 0. Regularmente curvadas (Figuras 2.98, 2.106 e 2.128).
- 1. Com uma inflexão na região mediana (Figuras 2.94, 2.117 e 2.118).

IC: 25, **IR:** 50, **f:** 25.

A inflexão na margem do pronoto surge independentemente em *A. sp. nov. 7* + *A. sp. nov. 9* e no clado C. Dentro desse último, há uma reversão no clado H e em *A. bicolor*. *A. tremolerasi* é polimórfico para esse caráter.

80. Macho, pronoto, margens laterais, direção na base.

- 0. Divergentes.
- 1. Distintamente paralelas (Figuras 2.92, 2.114 e 2.130).
- 2. Subparalelas (Figuras 2.100, 2.122 e 2.124).
- 3. Distintamente convergentes (Figuras 2.106, 2.120 e 2.131).

Codificado como não-ordenado.

IC: 25, **IR:** 36, **f:** 10.

As margens do pronoto paralelas na base são o estado plesiomórfico. Elas se tornam convergentes no ancestral comum de *Celetes* + *Anchylorhynchus*, voltando ao estado plesiomórfico no último gênero. As margens subparalelas na base surgem convergentemente em *A. sp. nov. 5*, *A. minimus* e clado F. Dentro deste último, *A. burmeisteri* adquire o estado 3. Esse estado também surge, convergentemente, em *E. kamerunicus*, *A. albidus*, *A. tricarinatus*, *A. sp. nov. 1*, *A. burmeisteri*, *A. variabilis* + *A. vittipennis* e clado N. Dentro deste último, há uma reversão ao estado 1 em *A. sp. nov. 6*.

81. Fêmea, pronoto, margens laterais, regularidade da curvatura.

- 0. Regularmente curvadas (Figuras 2.98, 2.106 e 2.128).
- 1. Com uma inflexão na região mediana (Figuras 2.94, 2.117 e 2.118).

IC: 20, IR: 20, f: 20.

O estado apomórfico surge independentemente em *A. sp. nov. 7* e no clado C, com uma reversão no ancestral de clado H + clado F. Dentro desse clado, o caráter volta ao estado apomórfico em *A. aegrotus* e no clado F, com uma nova reversão em *A. sp. nov. 4* + *A. bicolor*.

82. Fêmea, pronoto, margens laterais, direção na base.

- 0. Divergentes.
- 1. Distintamente paralelas (Figuras 2.92, 2.114 e 2.130).
- 2. Subparalelas (Figuras 2.100, 2.122 e 2.124).
- 3. Distintamente convergentes (Figuras 2.106, 2.120 e 2.131).

Codificado como não-ordenado.

IC: 27, IR: 33, f: 11.

A evolução do pronoto da fêmea acompanha o do macho até o ancestral comum de *Anchylorhynchus*, que possui margens subparalelas na base. As bases convergentes surgem independentemente em *E. kamerunicus*, clado N e clado C. Há uma reversão ao estado 2 no clado G. As bases paralelas, em *Anchylorhynchus*, surgem independentemente em *A. sp. nov. 9*, *A. sp. nov. 6*, *A. bicarinatus* e *A. bucki*. Há polimorfismo em diversas espécies.

83. Macho, pronoto, ápice, constrição.

- 0. Presente, leve (Figuras 2.90, 2.98 e 2.102).
- 1. Ausente (Figuras 2.118, 2.128 e 2.130).

IC: 25, IR: 50, f: 25.

O estado 1 surge independentemente em *E. kamerunicus*, clado O, e clado C. Há uma reversão no clado F.

84. Pronoto, cerdas, tipo.

- 0. Escamas laterais e microcerdas no disco (Figuras 2.137-2.138).
- 1. Escamas (Figura 2.136).
- 2. Cerdas longas.
- 3. Cerdas curtas e escamas finas.
- 4. Cerdas curtas.

Codificado como não-ordenado.

IC: 80, IR: 50, f: 50.

Os estados 2-4 são encontrados somente no grupo externo. O pronoto coberto com escamas é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, sendo o estado 0 encontrado em *A. vittipennis*. Em *A. aegrotus*, ocorre um polimorfismo entre os estados 0 e 1.

Figuras 2.136-2.138 Cobertura do pronoto de espécies de *Anchylorhynchus*. **2.136** *A. amazonicus*, mostrando o pronoto inteiramente coberto por escamas. **2.137** *A. aegrotus*, mostrando o disco do pronoto coberto com escamas variavelmente reduzidas. **2.138** *A. variabilis*, mostrando o pronoto coberto com escamas somente nas laterais, e com com cerdas bastante reduzidas no centro.

85. Pronoto, cerdas, coloração.

- 0. Uniformemente amareladas a alaranjadas (Figura 2.225).
- 1. Bicolor (Figuras 2.223-2.224) .

IC: 100, IR: 100, f: 100.

O pronoto com escamas de duas cores é uma sinapomorfia do clado E. *A. sp. nov.* 9 é polimórfico para esse caráter.

86. Pronoto, cerdas da linha longitudinal central, direção.

- 0. Voltadas para a base (Figuras 2.102, 2.118 e 2.128).
- 1. Voltadas para o ápice (Figuras 2.112, 2.116 e 2.124).
- 2. Voltadas para o centro (Figuras 2.104, 2.108 e 2.126).

Codificado como não-ordenado.

IC: 26, **IR:** 54, **f:** 14.

Este caráter foi primeiro estudado por Vaurie (1954), que notou a existência de espécies com as escamas voltadas para trás a partir da linha mediana e afirmou que nas restantes havia polimorfismo. De fato, há alguma variação, mas há também espécies nas quais as escamas estão sempre voltadas ao ápice. Em todos os casos em que todas as escamas da metade basal do pronoto não estão voltadas claramente para frente ou para trás, foi aplicado o estado 0.

O estado 1 é uma sinapomorfia de *Celetes binotatus* + *Anchylorhynchus*, com reversões em *A. sp. nov. 1*, *A. bucki*, *A. burmeisteri* e no clado J. Dentro deste último, há uma transição ao estado 2 no clado N, sendo este estado também encontrado homoplasticamente em *A. bicarinatus*, *A. aegrotus* e *A. variabilis*.

87. Macho, profêmur, vista lateral, formato das margens dorsal e ventral.

0. Margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas (Figuras 2.139-2.143 e 2.145-2.148).

- 1. Margem ventral mais encurvada (Figura 2.144).
- 2. Margem dorsal mais encurvada.

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

O estado 1 é uma autapomorfia de *A. burmeisteri* e o estado 2 de *C. binotatus*.

89. Macho, profemur, dente ventral, grau de desenvolvimento.

0. Bem desenvolvido (Figuras [2.140-2.142](#) e [2.144-2.148](#)).

1. Pouco desenvolvido (Figuras [2.139-2.143](#)).

IC: 33, IR: 0, f: 33.

O dente pouco desenvolvido surge homoplasticamente em *C. langei*, *A. sp. nov.* 7 e *A. sp. nov.* 1. Codificado como inaplicável quando o dente é ausente.

90. Macho, protarso, tarsômero I, comprimento com relação ao tarsômero III.

0. Aproximadamente tão longo quanto (Figuras [2.142-2.144](#)).

1. Um pouco mais longo (Figuras [2.140-2.141](#) e [2.146-2.149](#)).

2. Mais de três vezes mais longo (Figura [2.139](#)).

Codificado como aditivo.

IC: 33, IR: 50, f: 20.

O estado plesiomórfico é o tarsômero I um pouco alongado (estado 1). O tarso menos alongado (estado 0) surge convergentemente em *Elaeidobius* e *Anchylorhynchus*. O tarso volta a se alongar em *A. sp. nov.* 7 + *A. sp. nov.* 9 e no clado M. Em *A. sp. nov.* 8, há uma nova reversão. O estado 3 é uma autapomorfia de *A. sp. nov.* 7.

91. Macho, protarso, tarsômero proximal, formato.

0. Muito mais longo do que largo (Figura [2.139](#)).

1. Um pouco mais longo do que largo (Figuras [2.142](#) e [2.145-2.146](#)).

2. Tão longo quanto largo (Figuras [2.140](#) e [2.141](#)).

3. Ligeiramente mais largo do que longo (Figuras [2.143](#) e [2.144](#)).

4. Muito mais largo do que longo (Figura [2.148](#)).

Codificado como aditivo.

IC: 33, IR: 47, f: 11.

O tarsômero proximal um pouco alongado (estado 1) é o estado plesiomórfico. Há transições independentes para o estado 2 em *Elaeidobius* e *Anchylorhynchus*. O tarso volta a ficar um pouco alongado em *A. sp. nov. 7* + *A. sp. nov. 9*, *A. tricarinatus* e no clado I. As transições para o estado 3 são convergências do clado D e clado M. Dentro deste último, há uma reversão ao estado 2 em *A. sp. nov. 6* + *A. trapezicollis*. A mesma reversão também ocorre em *A. tremolerasi*. O estado 0 é uma autapomorfia de *A. sp. nov. 7* e o estado 4 de *A. sp. nov. 3*.

92. Fêmea, protarso, tarsômero proximal, formato.

- 0. Mais longo do que largo (Figuras [2.142](#), [2.145-2.147](#) e [2.149](#)).
- 1. Tão longo quanto largo (Figuras [2.140](#) e [2.141](#)).
- 2. Mais largo do que longo (Figuras [2.143](#) e [2.144](#)).

Codificado como aditivo.

IC: 20, **IR:** 43, **f:** 11.

O dimorfismo sexual no formato do tarso ocorre apenas em algumas espécies do clado J. As fêmeas de *A. sp. nov. 7* + *A. sp. nov. 9* possuem como sinapomorfia o estado 0, que também surge no ancestral do clado O. Dentro deste, *A. sp. nov. 6* volta à condição ancestral para *Anchylorhynchus*, com o tarso tão longo quanto largo.

93. Macho, protarso, pelos ventrais, tipo.

- 0. Com cerdas longas (Figuras [2.139-2.140](#), [2.146](#) e [2.148](#)).
- 1. Sem cerdas longas (Figuras [2.141-2.145](#)).

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

Os cerdas longas no tarso dos machos são uma sinapomorfia do clado J.

94. Escutelo, escamas, coloração.

- 0. Uniformemente claras (Figura 2.225).
- 1. Bicolores (Figuras 2.221-2.222).
- 2. Uniformemente escuras (Figura 2.223).

Codificado como não-ordenado.

IC: 50, **IR:** 0, **f:** 33.

As escamas totalmente escuras são uma sinapomorfia de clado H + clado F. Há reversões ao estado 0 em *A. variabilis* e *A. bicolor*, e o estado 1 surge em *A. burmeisteri*. *A. sp. nov. 9*, *A. tremolerasi* e *A. aegrotus* são polimórficos.

95. Élitros, úmeros, em vista dorsal, formato.

- 0. Formando um ângulo bem marcado (Figuras 2.209, 2.212 e 2.216).
- 1. Arredondados (Figuras 2.210, 2.217 e 2.239).

IC: 14, **IR:** 54, **f:** 14.

Os úmeros arredondados são uma sinapomorfia do clado B, homoplasticamente presente em *A. sp. nov. 9*, *A. amazonicus* e no clado O. Há reversões em *A. sp. nov. 6*, *A. bucki* e *A. bicolor*.

96. Élitros, margens laterais, formato.

- 0. Mais largas na região mediana (Figuras 2.215, 2.217 e 2.238).
- 1. Aproximadamente paralelas (Figuras 2.218, 2.219 e 2.237).

IC: 13, **IR:** 42, **f:** 13.

As margens aproximadamente paralelas são uma sinapomorfia de *Elaeidobius*, *Celetes* e *Anchylorhynchus*, com reversões em *A. albidus*, *A. sp. nov. 7*, *A. minimus*, *A. tremolerasi*, *A. sp. nov. 4*, clado I e clado N.

97. Machos, élitros, região dorsal, escamas, coloração.

- 0. Uniformemente claras (Figuras 2.209-2.214).
- 1. Bicolores (Figuras 2.222-2.224).
- 2. Uniformemente escuras (Figuras 2.226, 2.244 e 2.246).

Codificado como não-ordenado.

IC: 67, IR: 50, f: 50.

As escamas não amareladas surgem independentemente em *E. kamerunicus*, *A. sp. nov.* 9 e clado E, com uma reversão em *A. variabilis*. A maioria das espécies com escamas escuras ou bicolores exibe polimorfismo.

98. Fêmeas, élitros, região dorsal, escamas, coloração.

- 0. Uniformemente claras (Figuras 2.209-2.214).
- 1. Bicolores (Figuras 2.222-2.224).
- 2. Uniformemente escuras (Figuras 2.226, 2.244 e 2.246).

IC: 100, IR: 100, f: 100.

A única espécie com dimorfismo sexual neste caráter é *A. variabilis*, cujas fêmeas podem ter os três estados.

99. Élitros, epipleura, escamas, coloração.

- 0. Semelhante às da região dorsal (Figuras 2.209-2.219).
- 1. Com uma faixa de escamas escuras (Figuras 2.207, 2.220-2.222 e 2.232).

IC: 50, IR: 75, f: 50.

A faixa de escamas escuras na epipleura é uma sinapomorfia do clado D, presente homoplasticamente em *A. sp. nov.* 9. Há uma reversão em *A. aegrotus*. *A. sp. nov.* 9, *A. vittipennis*, *A. tremolerasi* e *A. sp. nov.* 4 são polimórficos.

100. Élitros, epipleura, grau de inflexão.

0. Suave.

1. Bem marcada.

IC: 100, IR: 100, f: 100.

A epipleura com uma inflexão bem marcada é uma sinapomorfia do clado I. Observei somente um indivíduo de *A. variabilis* com inflexão suave, enquanto que alguns poucos indivíduos de *A. trapezicollis* possuem a inflexão bem marcada. Em nenhum caso, contudo, observa-se uma carena demarcando a epipleura.

101. Região ventral, escamas, coloração com relação à região dorsal.

0. Similar (Figuras [2.209-2.212](#) e [2.237-2.239](#)).

1. Distintamente mais clara (Figuras [2.215-2.217](#) e [2.220-2.224](#)).

IC: 11, IR: 27, f: 11.

As escamas da região ventral mais claras do que as da região dorsal surgem independentemente em *E. kamerunicus*, *C. langei*, *A. sp. nov.* 9, clado N e clado B. Dentro deste último, há reversões em *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus*, *A. bicolor* e clado H. Em *A. variabilis*, o caráter volta ao estado apomórfico. *A. amazonicus* e *A. tremolerasi* são polimórficos.

102. Hipômero, escamas, formato.

0. Microcerdas.

1. Cerdas setiformes (Figura [2.156](#)).

2. Escamas com ápice acuminado (Figura [2.150](#)).

3. Escamas com ápice truncado (Figuras [2.151-2.153](#)).

Codificado como não-ordenado.

IC: 38, IR: 55, f: 17.

O hipômero com escamas só está presente em *Anchylorhynchus*, embora a otimização com transição acelerada coloque esse estado no ancestral de *C. binotatus* + *Anchylorhynchus*. As cerdas setiformes surgem independentemente em *C. binotatus* e *A. variabilis*. As escamas com ápice acuminado surgem no clado O, clado H e *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus*. Nessas espécies, esse tipo de escamas é encontrado em meio a escamas com ápice truncado. Dentro do clado H, há uma reversão ao estado 3 em *A. vittipennis*.

103. Hipômero, região distante das cavidades coxais, escamas, formato com relação às do pronoto.

0. Distintamente mais finas.

1. Um pouco mais finas.

2. Semelhantes.

3. Mais grossas.

Codificado como não-ordenado.

IC: 30, **IR:** 0, **f:** 13.

Inaplicável nos terminais em que as cerdas do hipômero não são escamas. O estado 2 é plesiomórfico, ocorrendo transições independentes para o estado 1 em *A. amazonicus*, *A. minimus* e *A. tremolerasi* e clado O. Dentro deste último, há uma reversão em *A. sp. nov. 6*. O estado 3 surge convergentemente em *A. sp. nov. 7*, *A. tricarinatus*, *A. sp. nov. 1* e *A. burmeisteri*. O estado 0 é uma autapomorfia de *A. bucki*.

104. Macho, hipômero, escamas próximas às cavidades coxais, formato com relação às demais.

0. Semelhantes (Figuras [2.150-2.151](#)).

1. Mais grossas (Figuras [2.152-2.153](#)).

IC: 20, **IR:** 69, **f:** 20.

As escamas mais grossas ao redor das cavidades coxais surgiram convergentemente em *A. minimus*, clado L e clado E. Há reversões em *A. sp. nov. 3* e *A. variabilis*.

105. Fêmea, hipômero, escamas próximas às cavidades coxais, formato com relação às dos machos.

0. Semelhantes.

1. Mais finas.

IC: 100, IR: 100, f: 100.

A presença dimorfismo sexual neste caráter é autapomórfica para *A. tremolerasi*. Nesta espécie, embora as escamas das fêmeas também sejam mais grossas que as demais perto das coxas, são nitidamente menores que as dos machos.

Figuras 2.150-2.153 Protórax de espécies de *Anchylorhynchus*, em vista lateral. As figuras estão mostradas em negativo, para evidenciar as escamas. A área realçada corresponde ao hipômero. As escamas do hipômero são, em geral, voltadas para fora e para a região anterior, de modo que o ápice nestas figuras está voltado para cima e/ou esquerda. **2.150** *A. bicarinatus*, mostrando a presença de escamas com ápice acuminado no hipômero. **2.151** *A. sp. nov. 1*, mostrando a densidade muito grande de escamas no hipômero. **2.152** *A. bicolor*, mostrando o hipômero contendo somente escamas com ápice truncado. **2.153** *A. tremolerasi*, mostrando as escamas maiores próximo às cavidades coxais. A área clara corresponde àquela em que as escamas têm a mesma cor que o tegumento, de modo que o artifício de usar a figura em negativo não é suficiente para evidenciá-las.

106. Prosterno, lobos oculares.

0. Ausentes (Figuras 2.154 e 2.156-2.157).

1. Presentes (Figura 2.155).

IC: 100, IR: 100, f: 100.

Em *Anchylorhynchus*, os lobos oculares nunca são bastante desenvolvidos como em outros grupos de Curculionidae. Mesmo assim, nota-se que estão presentes em *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus*, sendo uma sinapomorfia desse clado.

Figuras 2.154-2.157 Protórax das espécies de *Anchylorhynchus*, em vista ventral. As figuras estão mostradas em negativo, para evidenciar as escamas. **2.154** *A. camposi*, mostrando as escamas esparsas de ápice acuminado no prosterno. **2.155** *A. bicarinatus*, mostrando os lobos oculares (seta) e as escamas densas de ápice acuminado no prosterno. **2.156** *A. variabilis*, mostrando as cerdas setiformes presentes em toda a região ventral. **2.157** *A. sp. nov. 4*, mostrando as escamas de ápice truncado no prosterno área clara corresponde àquela em que as escamas têm a mesma cor que o tegumento, de modo que o artifício de usar a figura em negativo não é suficiente para evidenciá-las.

107. Prosterno, cerdas longas pré-oculares.

0. Ausentes.

1. Presentes (Figuras 2.154-2.157).

IC: 100, IR: 100, f: 100.

A presença de cerdas longas na margem apical do prosterno, logo atrás dos olhos, é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*. Franz (2006) também recuperou esses pelos como uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*.

108. Prosterno, escamas, grau de sobreposição.

0. Bastante esparsas.

1. Variando de não-sobrepostas a pouco sobrepostas (Figura 2.154).

2. Amplamente sobrepostas (Figuras 2.155 e 2.157).

Codificado como não-ordenado.

IC: 29, IR: 62, f: 17.

As escamas um pouco sobrepostas são uma sinapomorfia de *C. binotatus* + *Anchylorhynchus*. Há transições independentes para o estado 2 em *A. sp. nov. 8*, *A. sp. nov. 6*, *A. sp. nov. 7* + *A. sp. nov. 9* e clado C, com reversões em *A. bucki* e *A. vittipennis*.

109. Prosterno, escamas, formato com relação às do pronoto.

- 0. Mais finas.
- 1. Semelhantes.
- 2. Mais grossas.

Codificado como não-ordenado.

IC: 40, IR: 40, f: 25.

As escamas semelhantes às do pronoto surgem independentemente em *A. sp. nov. 9*, *A. sp. nov. 8*, *A. sp. nov. 1* e *A. sp. nov. 4* + *A. bicolor*. O estado 2 é uma sinapomorfia de *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus*. *A. sp. nov. 5* é polimórfico com estados 0 e 1. Codificado como não aplicável no grupo externo, que possui microcerdas no prosterno.

110. Prosterno, cerdas, formato.

- 0. Microcerdas.
- 1. Cerdas setiformes (Figura [2.156](#)).
- 2. Escamas com ápice acuminado (Figuras [2.154-2.155](#)).
- 3. Escamas com ápice truncado (Figura [2.157](#)).

Codificado como não-ordenado.

IC: 50, IR: 73, f: 25.

O prosterno com escamas só está presente em *Anchylorhynchus*, embora a otimização com transição acelerada coloque essa transição no ancestral de *C. binotatus* + *Anchylorhynchus*. As cerdas setiformes surgem independentemente em *C. binotatus* e *A. variabilis*. As escamas com ápice acuminado são uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, e o estado 3 surge no ancestral do clado B. Há, porém, reversões para o estado 2 em *A. bucki* e em *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus*. Os estados 2 e 3 são encontrados em *A. sp. nov. 5*.

111. Prosterno, cavidades coxais, separação.

0. Separadas.

1. Contíguas.

IC: 100, IR: 100, f: 100.

As cavidades coxais contíguas são uma sinapomorfia de *Celetes* + *Anchylorhynchus*.

112. Metepisterno, escamas, grau de sobreposição.

0. Não-sobrepostas (Figura 2.158).

1. Sobrepostas (Figura 2.159).

IC: 13, IR: 30, f: 13.

As escamas sobrepostas surgem no ancestral comum de *Celetes* + *Anchylorhynchus*, ocorrendo uma reversão no ancestral comum do último gênero. Posteriormente, o estado apomórfico surge novamente em *A. sp. nov. 7* e *A. sp. nov. 9* e no clado C, com novas reversões em *A. bicarinatus*, *A. bucki*, *A. vittipennis* e *A. bicolor*.

Figuras 2.158-2.159 Meso e metatórax de espécies de *Anchylorhynchus*, em vista lateral. As figuras estão mostradas em negativo para destacar as escamas. A área realçada corresponde ao metepisterno. **2.158** *A. camposi*, mostrando o metepisterno com cobertura esparsa, sendo as escamas não-sobrepostas. **2.159** *A. burmeisteri*, mostrando o metepisterno com cobertura densa, sendo as escamas sobrepostas.

113. Macho, metasterno, concavidade central, grau de demarcação.

0. Indistinta.

1. Pouco demarcada.

2. Bem demarcada.

Codificado como não-ordenado.

IC: 25, IR: 40, f: 14.

A concavidade central pouco demarcada surge no ancestral comum de *Celetes* e *Anchylorhynchus*, havendo uma transição para o estado 2 no ancestral comum de *C. binotatus* e *Anchylorhynchus*. No clado A, há uma reversão ao estado 0, havendo transições independentes para o estado 1 em *A. sp. nov. 9*, *A. amazonicus* + *A. sp. nov. 5*, *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus* e *A. bicolor*. A cavidade bem demarcada surge novamente nos clados N e E, com novas reversões ao estado 0 em *A. bucki* e *A. sp. nov. 3*.

114. Macho, centro do metasterno, tipo de cobertura.

- 0. Cerdas muito curtas.
- 1. Cerdas longas.
- 2. Escamas.

IC: 18, **IR:** 25, **f:** 10.

Essa característica é extremamente homoplástica, havendo 11 passos no total. O estado 0 está presente em *An. bondari*, *C. langei*, *A. camposi*, *A. amazonicus*, *A. sp. nov. 8*, *A. sp. nov. 3*, *A. bucki*, *A. tremolerasi*, *A. sp. nov. 4* e *A. bicolor*. O estado 2 é observado em *A. sp. nov. 5*, *A. bicarinatus*, *A. sp. nov. 1* e *A. burmeisteri*. Nas demais espécies, observa-se o estado 1.

115. Fêmea, centro do metasterno, tipo de cobertura.

- 0. Cerdas muito curtas.
 - 1. Cerdas longas.
 - 2. Escamas.
- Codificado como não-ordenado.

IC: 17, **IR:** 33, **f:** 09.

A cobertura do metasterno nas fêmeas possui ainda mais homoplasias do que nos machos. . O estado 0 está presente em *An. bondari*, *C. langei*, *A. camposi*, *A. amazonicus*, *A. sp. nov. 8*, *A. sp. nov.*

3, *A. bucki*, *A. aegrotus*, *A. tremolerasi* e *A. bicolor*. O estado 2 é observado em *A. sp. nov. 5*, *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus*, *A. sp. nov. 1*, *A. sp. nov. 4*. e *A. burmeisteri*. Nas demais espécies, observa-se o estado 1.

116. Macho, Ventritos III-V, tipo de cobertura.

- 0. Cerdas prostradas (Figura 2.162).
- 1. Cerdas eretas (Figura 2.163).
- 2. Escamas finas (Figuras 2.160-2.161) .
- 3. Escamas finas e cerdas eretas.
- 4. Cerdas prostradas muito curtas.

Codificado como não-ordenado.

IC: 40, IR: 54, f: 14.

As cerdas prostradas estão presentes no ancestral comum de *Elaeidobius*, *Celetes* e *Anchylorhynchus*. O estado 4 surge independentemente em *An. bondari* e *C. langei*. O estado 1 surge convergentemente em *C. binotatus*, *A. trapezicollis* + *A. sp. nov. 6* e *A. variabilis* + *A. vittipennis*. As escamas finas são uma convergência dos clados C e K, com reversões para o estado 0 em *A. sp. nov. 8* e na base do clado H. O estado 3 é uma autapomorfia de *A. burmeisteri*, e *A. amazonicus* é polimórfico com os estados 0 e 2.

Figuras 2.160-2.163 Ventritos de machos de espécies de *Anchylorhynchus*. As figuras estão mostradas em negativo para realçar as cerdas. **2.160** *A. sp. nov. 5*, mostrando os ventritos III-V cobertos com escamas finas. **2.161** Um indivíduo de *A. amazonicus* com os ventritos coertos com escamas finas. **2.162** Um indivíduo de *A. amazonicus* com os ventritos cobertos com cerdas prostradas. **2.163** *A. variabilis*, mostrando os ventritos cobertos com cerdas longas e eretas.

117. Fêmea, Ventritos III-V, tipo de cobertura.

- 0. Cerdas prostradas (Figura 2.162).
- 1. Escamas finas (Figuras 2.160-2.161).
- 2. Cerdas muito curtas.

IC: 40, **IR:** 73, **f:** 25.

Essa característica é muito menos variável nas fêmeas. Além de menos estados possíveis, ocorreram menos transições entre os estados.

As cerdas muito curtas somente são observadas em *An. bondari*. Para o restante dos grupos, o estado 0 é plesiomórfico, ocorrendo dois surgimentos independentes das escamas finas: clado K e clado C. Há reversões no clado H e em *A. trapezicollis* + *A. sp. nov. 6*.

118. Fêmea, Ventritos III-IV, grau de retração.

- 0. Não-retraídos (Figuras 2.167 e 2.171).
- 1. Levemente retraídos (Figuras 2.164-2.166).
- 2. Fortemente retraídos (Figuras 2.168-2.170).

Codificado como aditivo.

IC: 25, **IR:** 63, **f:** 14.

Os ventritos levemente retraídos são uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*. Ocorrem transições independentes para o estado 2 em *A. albidus*, *A. sp. nov. 7* e *A. sp. nov. 9*, *A. trapezicollis* + *A. sp. nov. 6* e clado B. Dentro deste último, há reversões em *A. bicarinatus*, *A. sp. nov. 1* e clado H, com uma nova reversão ao estado dois em *A. variabilis* + *A. vittipennis*. Franz (2006) recuperou os ventritos III-IV retraídos nas fêmeas como uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*.

Figuras 2.164-2.171 Ventritos de espécies de *Anchylorhynchus*, evidenciando a retração nos ventritos II-IV (em cinza). As escalas correspondem a 1 mm. **2.164** Fêmea de *A. amazonicus*. **2.165** Fêmea de *A. bucki*. **2.166** Fêmea de *A. bicarinatus*. **2.167** Macho de *A. bicarinatus*. **2.168** Fêmea de *A. bicolor*. **2.169** Fêmea de *A. vittipennis*. **2.170** Fêmea de *A. variabilis*. **2.171** Macho de *A. variabilis*.

119. Fêmea, Ventritos III-IV, formato da margem posterior.

0. Não-sinuosa (Figuras 2.164-2.166 e 2.168).

1. Levemente sinuosa (Figura 2.169).

2. Fortemente sinuosa (Figura 2.170).

Codificado como aditivo.

IC: 50, IR: 33, f: 33.

A margem posterior sinuosa surge convergentemente no clado F e em *A.vittipennis* + *A. variabilis*. Há uma reversão em *A. sp. nov. 4* + *A. bicolor* e uma transição para o estado 2 em *A. variabilis*.

120. Genitália masculina, edeago, região da abertura, alargamento.

0. Mais estreita que a região anterior.

1. Tão larga quanto a região anterior (Figuras 2.173, 2.183 e 2.192).

2. Levemente alargada em relação à região anterior (Figuras 2.174, 2.175 e 2.187).

3. Fortemente alargada em relação à região anterior (Figura 2.193).

Codificado como aditivo.

IC: 30, IR: 22, f: 13.

O estado 1 é plesiomórfico para *Elaeidobius*, *Celetes* e *Anchylorhynchus*. O estado 0 é uma autapomorfia de *E. subvittatus*, e o estado 3 é encontrado convergentemente em *An. bondari* e *A. variabilis*. O estado 2 é uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*, com reversões para os estado 1 em *A. sp. nov. 7*, *A. sp. nov. 8*, *A. minimus*, *A. bicarinatus* e *A. aegrotus*.

121. Genitália masculina, edeago, formato do ápice.

0. Não constricto (Figuras [2.186-2.188](#), [2.190](#)).

1. Constricto, com ápice agudo, truncado ou arredondado (*e. g.* Figuras [2.175](#), [2.180](#) e [2.194](#))

3. Contrito e bilobado (Figura [2.193](#)).

Codificado como não-ordenado.

IC: 40, IR: 50, f: 25.

O estado 1 é o plesiomórfico. O estado 0 surge independentemente em *Elaeidobius*, *C. binotatus*, *A. sp. nov. 1* e no clado G. O estado 2 é uma autapomorfia de *A. variabilis*.

122. Genitália masculina, edeago, placa ventral se estendendo além da inserção dos apódemas.

0. Ausente.

1. Presente (Figuras [2.172-2.194](#)).

IC: 100, IR: 100, f: 100.

A presença de uma extensão ventral do edeago além da inserção dos apódemas é uma sinapomorfia de *Celetes* + *Anchylorhynchus*.

123. Genitália masculina, edeago, placa ventral, grau de esclerotização.

0. Fortemente esclerotizada (Figuras [2.174](#), [2.182](#) e [2.188](#)).

1. Pouco esclerotizada (Figuras [2.173](#), [2.184](#) e [2.194](#)).

IC: 14, IR: 33, f: 14.

A placa ventral pouco esclerotizada é uma sinapomorfia do clado A, com reversões em *A. sp. nov. 9*, clado N, *A. minimus*, *A. tricarinatus*, *A. variabilis* e clado F.

124. Genitália masculina, endofalo, bolsas com microtríquias.

0. Ausentes (Figuras [2.175](#), [2.191](#) e [2.175](#)).

1. Presentes (Figuras [2.173](#), [2.188](#) e [2.193](#)).

IC: 17, IR: 55, f: 17.

Em algumas espécies, observa-se a presença de bolsas que divergem do traçado principal do endofalo, contendo microtríquias na face interna. Essa condição surge no clado A, com reversões em *A. bicarinatus* e nos clados K e H. Há novas reversões ao estado 1 em *A. sp. nov. 8* e *A. variabilis* + *A. vittipennis*.

125. Genitália masculina, endofalo, esclerito complexo basal.

0. Ausente.

1. Presente (Figuras [2.172-2.194](#)).

IC: 100, IR: 100, f: 100.

É uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus* um esclerito na base do saco interno, com formato complexo e lateralmente simétrico. Vanin (1993) foi o primeiro a notar a sua existência, já que os trabalhos anteriores se limitaram a estudar o ápice da genitália. Franz (2006) recuperou a presença desse esclerito como uma sinapomorfia de *Anchylorhynchus*.

Figuras 2.172-2.180 Genitália masculina de *Anchylothyrsus*, em vista dorsal, frontal e lateral. Na vista dorsal, porções mais esclerotizadas estão indicadas por cores mais fortes. Linhas ponto-tracejadas indicam o topo do edeago, membranosas. Linhas pontilhadas finas indicam estruturas membranosas do endofalo e as contínuas finas estruturas esclerotizadas da mesma estrutura. Quando os escleritos do endofalo foram observados por baixo ou por cima do apódema, a parte do apódema que dificulta a visão dos escleritos está apresentada descolorida e com linha tracejada. As escalas correspondem a 500 μ m. As vistas dorsal e lateral foram observadas em microscópio e a frontal em estereomicroscópio. **ed** edeago, **en** endofalo, **ap** apódemas **2.172** *A. albidus*. **2.173** *A. sp. nov.* 7. **2.174** *A. sp. nov.* 9. **2.175** *A. camposi*. **2.176** *A. amazonicus*. **2.177** *A. sp. nov.* 5. **2.178** *A. sp. nov.* 2. **2.179** *A. sp. nov.* 8. **2.180** *A. sp. nov.* 3.

Figuras 2.181-2.189 Genitália masculina de *Anchylorhynchus*, em vista dorsal, frontal e lateral. Na vista dorsal, porções mais esclerotizadas estão indicadas por cores mais fortes. Linhas ponto-tracejada indicam o topo do edeago, membranoso. Linhas pontilhadas finas indicam estruturas membranosas do endofalo e as contínuas finas estruturas esclerotizadas da mesma estrutura. Quando os escleritos do endofalo foram observados por baixo ou por cima do apódema, a parte do apódema que dificulta a visão dos escleritos está apresentada descolorida e com linha tracejada. As escalas correspondem a 500 μ m. As vistas dorsal e lateral foram observadas em microscópio e a frontal em estereomicroscópio. **2.181** *A. trapezicollis*. **2.182** *A. sp. nov. 6*. **2.183** *A. minimus*. **2.184** *A. bicarinatus*. **2.185** *A. tricarinatus*. **2.186** *A. sp. nov. 1*. **2.187** *A. burmeisteri*. **2.188** *A. tremolerasi*. **2.189** *A. bicolor*.

Figuras 2.190-2.194 Genitália masculina de *Anchylorhynchus*, em vista dorsal, frontal e lateral. Na vista dorsal, porções mais esclerotizadas estão indicadas por cores mais fortes. Linhas ponto-tracejada indicam o topo do edeago, membranoso. Linhas pontilhadas finas indicam estruturas membranas do endofalo e as contínuas finas estruturas esclerotizadas da mesma estrutura. Quando os escleritos do endofalo foram observados por baixo ou por cima do apódema, a parte do apódema que dificulta a visão dos escleritos está apresentada descolorida e com linha tracejada. As escalas correspondem a 500 μm. As vistas dorsal e lateral foram observadas em microscópio e a frontal em estereomicroscópio. **2.190** *A. sp. nov.* 4. **2.191** *A. bucki*. **2.192** *A. aegrotus*. **2.193** *A. variabilis*. **2.194** *A. vittipennis*.

126. Genitália masculina, endofalo, escleritos pares pré-basais .

0. Ausentes (Figuras 2.172, 2.185 e 2.188).

1. Em forma de L (Figuras 2.175-2.179).

2. Subesféricos (Figuras 2.180-2.182).

3. Compridos (Figura 2.186).

Codificado como não-ordenado.

IC: 100, IR: 100, f: 100.

Além do esclerito mais basal, algumas espécies apresentam áreas bem esclerotizadas no endofalo um pouco mais apicais, sempre ocorrendo ao pares. Os escleritos em formato de L são uma sinapomorfia do clado K, com uma transição posterior para os escleritos esféricos no clado O. Isso indica que, apesar da diferença de formato, essas estruturas devem ser homólogas. Já os escleritos compridos de *A. sp. nov.* 1 têm origem independente, e são uma autapomorfia dessa espécie.

127. Genitália masculina, endofalo, esclerito em forma de gancho dentro do edeago.

0. Ausente.

1. Presente.

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

A presença desse esclerito é uma autapomorfia de *E. kamerunicus*.

128. Genitália masculina, endofalo, esclerito único em forma de esfera dentro do edeago.

0. Ausente.

1. Presente.

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

A presença desse esclerito é uma autapomorfia de *C. langei*.

129. Genitália masculina, endofalo, esclerito em forma de um gancho duplo dentro do edeago.

0. Ausente.

1. Presente.

IC: 100, **IR:** 100, **f:** 100.

A presença desse esclerito é uma autapomorfia de *An. bondari*.

130. Genitália masculina, endofalo, área levemente esclerotizada.

0. Ausente.

1. Presente (Figura 2.184).

IC: 100, IR: 100, f: 100.

Somente em *A. bicarinatus* se observa uma área na qual as membranas que formam as paredes dos endofalo são levemente esclerotizadas.

131. Genitália masculina, endofalo, microtríquias.

0. Presentes.

1. Ausentes.

IC: 100, IR: 100, f: 100.

A ausência de microtríquias é uma sinapomorfia de *Elaeidobius*.

132. Genitália masculina, endofalo, microtríquias, disposição.

0. Contidas dentro do edeago.

1. Não dispostas em feixes (Figuras 2.172, 2.182 e 2.193).

2. Microtríquias mais anteriores dispostas em um par de feixes longitudinais (Figuras 2.188-2.190).

3. Microtríquias da porção média dispostas em um par de feixes longitudinais (Figura 2.192).

4. Microtríquias dispostas em um feixe transversal próximo ao esclerito basal (Figura 2.185).

Codificado como não-ordenado.

IC: 80, IR: 67, f: 50.

O estado plesiomórfico é 0. As microtríquias de *Anchylorhynchus* são sempre observadas em posição anterior com relação ao edeago, sendo as microtríquias não dispostas em feixes o estado ancestral no gênero. O estado 4 é uma autapomorfia de *A. tricarinatus* e o estado 3 é uma autapomorfia de *A. aegrotus*. O estado 2 é uma sinapomorfia do clado G.

Descrição do gênero *Anchylorhynchus*

Anchylorhynchus Schoenherr, 1836

Anchylorhynchus Schoenherr, 1833:20 (em tabela, *nomen nudum*); Dejean, 1833:282 (*nomen nudum*); Schoenherr, 1836:450 (descrição); Castelnau, 1850:346 (cat.); Agassiz, 1846:9 (cat.); Agassiz, 1848:60 (cat.); Lacordaire, 1863:519; Sherborn, 1923:300 (cat.); Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:8 (revisão e chave); Viana, 1975:6 (revisão e chave); O'Brien & Wibmer, 1982:96 (cat.); Wibmer & O'Brien, 1986:195 (cat.); Alonso-Zarazaga & Lyal, 1999:77 (cat.); Franz, 2006:275 (filogenia e reclassificação em nível de sub-tribo).

Ancylorhynchus Agassiz, 1846:10 (cat., emenda injustificada); Agassiz, 1848:62 (cat.); Sherborn, 1923:303 (cat.)

Ancylorrhynchus Gemminger & Harold, 1871:2545 (cat., emenda injustificada); Bondar, 1941a:463 (redescrição e reclassificação em nível de subfamília); Voss, 1943:60 (revisão e chave); Bondar, 1943b:357 (revisão e chave).

Ancylochyrrhus; Faust, 1894:140 (lapso)

Anchylorrhynchus; Bruch, 1915:418 (lapso)

Aneylorrhinchus; Bondar, 1943a:95 (lapso)

Espécie-tipo: *Anchylorhynchus variabilis* Gyllenhal, por designação original

REDESCRITÃO (adaptada de Viana, 1975)

CABEÇA (Figs. [2.43-2.55](#)): **Cabeça** pequena e bem introduzida no protórax aproximadamente até a margem posterior dos olhos; com pontuações contendo uma escama cada; deprimida entre os olhos, com fôvea distinta ou indistinta, com numerosas estrias transversais na região

ventral. **Rostro** de 0,7 a 2 vezes mais longo que o protórax; sub-retangular em secção transversal; apenas um pouco curvado; alargado no ápice; com duas a sete carenas longitudinais em ambos os sexos; com áreas entre as carenas contendo pontuações com um escama cada; com escrobos retos e dirigidos obliquamente para baixo, chegando até a margem dos olhos. **Antenas** (Figs. 2.56-2.64) longas, pouco robustas, inseridas apicalmente em ambos os sexos, com o escapo atingindo ou quase atingindo os olhos, alargado na metade apical; funículo com seis antenômeros, sendo o primeiro sempre mais grosso que o segundo; antenômeros I-III geralmente mais longos que os restantes; clava oval a globosa, com três antenômeros fortemente a moderadamente fundidos, mas sempre com seus limites visíveis. **Olhos** grandes, ovais, com cerca de 250 omatídeos; posicionados lateralmente, de 0,5 a 1,7 vezes mais separados acima do que abaixo. **Mandíbulas** (Figs. 2.65-2.71) levemente curvadas para baixo; com um a dois dentes de ponta romba a aguda; levemente assimétricas. **Maxilas** (Figs. 2.72-2.80) alongadas; palpígero com uma ou duas cerdas longas acompanhadas de diversas cerdas curtas na margem externa ventral; palpômero I com duas cerdas apicais; palpômero II cilíndrico, um pouco mais curto a distintamente mais longo que o palpômero I. **Lábio** (Figs. 2.81-2.89) com pré-mento subquadrado a transversal, tão largo ou com cerdas na região apical-lateral; palpômero I com uma cerda longa ventral acompanhada de diversas cerdas mais curtas.

TÓRAX Pronoto (Figs. 2.90-2.138) transversal, de 1,4 a 2,0 vezes mais largo do que longo; margens laterais curvadas e convergentes em direção ao ápice; base reta a sinuosa; um pouco convexo dorsalmente; com pontuações contendo uma escama cada, de cor variável; lobos oculares de inexistentes a fracamente desenvolvidos, contendo uma série de cerdas setiformes alongadas; margem do pronoto com o proespisterno

aguda ou obtusa, variável entre e dentro das espécies. **Escutelo** pequeno; transversal a oblongo; coberto por escamas. **Élitros** (Figs. 2.203-2.246) grandes e largos; de tão largos a duas vezes mais largos que a maior largura do pronoto; margem basal reta a sinuosa, seguindo a base do pronoto; margens laterais suparalelas a alargadas dos úmeros até cerca da metade do comprimento; margem distal arredondada; bem convexos e com declive suave para o ápice; com 10 estrias pontuadas, cada pontuação contendo uma escama. **Prosterno** (Figs. 2.150-2.157) largo, de 0,7 a 1,7 vezes mais longo que a largura das coxas; coberto por escamas ou pelos; coxas contíguas; processo prosternal pequeno e triangular; margem basal bissinuosa; margem apical fortemente a moderadamente côncava, com um sulco transversal subapical bem marcado. **Mesosterno** largo e curto; cavidades coxais bem separadas; mesoepímeros e mesoepisternos cobertos por escamas e com limites bem marcados. **Metasterno** largo e longo; cavidades coxais bem separadas; metaepisternos longos e estreitos, cobertos por escamas. **Pernas** (Figs. 2.139-2.149) com procoxas anteriores globosas, salientes e contíguas; mesocoxas globosas e não-salientes; metacoxas oblongas e transversais; fêmures clavados na metade, com um dente pequeno na metade da margem interna; tíbias somente um pouco mais curtas que os fêmures, as anteriores levemente curvadas e as restantes quase retas, achatadas lateralmente, com um pequeno dente apical geralmente coberto por pelos; tarsos mais curtos que as tíbias, de largura variável, com pilosidade plantar densa; garras pequenas, simples e divergentes.

ABDÔMEN (Figs. 2.160-2.171) com cinco ventritos, os dois primeiros soldados e os demais livres; terceiro e quarto ventritos bem mais curtos que os demais. **Pigídio** encoberto. **Genitália masculina** (Figs. 2.172-2.194) com *spiculum gastrale* com braços furcais assimétricos; tegmen bastante delicado; edeago de 1,7 a 3,7 vezes mais

longo do que largo, moderadamente curvado, com uma projeção esclerotizada ventral se estendendo além da base dos apódemas; apódemas de 1,3 a 3,1 vezes mais longos do que o lobo médio; endofalo com microtríquias somente na porção basal e com um esclerito basal lateralmente simétrico e de formato complexo.

DIMORFISMO SEXUAL Em algumas espécies, os machos são um pouco maiores do que as fêmeas, possuem tarsos, metasterno e ventritos mais pilosos e uma concavidade no metasterno que pode se estender pelos ventritos. As fêmeas possuem os últimos ventritos normalmente menos largos, e os ventritos III-IV medianamente a fortemente retraídos, com a margem posterior projetada postero-ventralmente. Ao contrário da maioria das espécies de Curculionidae com rostro longo e dos grupos filogeneticamente relacionados, não há dimorfismo sexual no rostro, em geral. A única exceção é *Anchylorhynchus* sp. nov. 7, espécie na qual os machos possuem rostro bastante alongado e com inserção antenal mais apical. A inserção das fêmeas, contudo, também é próxima ao ápice, assim como nas demais espécies.

DIAGNOSE

A presença de seis antenômeros no funículo, o rostro alargado e achatado dorso-ventralmente no ápice, a inserção antenal distal em ambos os sexos, e o corpo densamente coberto por escamas amareladas a pretas diferenciam *Anchylorhynchus* dos demais gêneros de Derelomini. O gênero é suportado por diversas sinapomorfias, 14 delas não homoplásticas (ver Figura 2.40-Figura 2.42 para os caracteres discretos e também os caracteres contínuos número 9-12, 16-17, 19-21, 25-26, 28 e 30).

BIOLOGIA

Os adultos de *Anchylorhynchus* são encontrados em inflorescências de palmeiras dos gêneros *Oenocarpus*, *Butia*, *Cocos* e *Syagrus* (há também um registro para *Euterpe*, ver a discussão em *A. minimus*). As espécies que coletei (todas em *Butia* ou *Syagrus*) foram encontradas em maior quantidade durante a antese masculina e início da feminina, nas flores (Figuras 2.195-2.197) ou escondidos sob a espata floral (Figuras 2.198-2.199). Nuñez-Avellaneda & Rojas-Robles (2008), por outro lado, observaram *A. tricarinatus* e outra espécie não identificada de *Anchylorhynchus* durante toda a fase de floração, sendo a segunda mais abundante durante a antese feminina em *Oenocarpus bataua* Mart.

Os adultos se alimentam de pólen de flores masculinas abertas (observação própria; Gottsberger & Silbauer-Gottsberger, 2006; Bondar, 1940a) ou utilizam o rostro para abrir flores ainda fechadas (observação própria). Visitam as flores femininas para acasalamento e postura, e atuam como polinizadores [*Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) L. H. Bailey e *Syagrus loefgrenii* Glassman, Gottsberger & Silbauer-Gottsberger, 2006; *Oenocarpus batua* Mart, Nuñez-Avellaneda & Rojas-Robles, 2008].

Observei a postura de *A. tremolerasi* em *Butia eriospatha* (Mart.) Becc. e constatei que as fêmeas se posicionam com a cabeça virada para o pedúnculo floral, dobram o abdômen para frente e inserem o ovipositor entre as brácteas das flores femininas, sem preparar o local com o rostro. Gottsberger & Silbauer-Gottsberger (2006), por outro lado, indicam que, assim como outros curculionídeos, *A. bicolor* perfura as flores femininas de *Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) L. H. Bailey com o rostro durante a oviposição. A morfologia das fêmeas, com a retração dos ventritos e a

ausência de dimorfismo sexual no rostro na maioria das espécies, indica que o modo de oviposição que eu observei deve ser comum no gênero. O rostro carenado, alargado, com escamas e inserção antenal apical não seria utilizado para perfuração e a retração nos ventritos teria alguma função no dobramento do abdômen para a frente.

Os ovos e as larvas de primeiro instar são encontrados entre as brácteas florais (Figura 2.200), ocorrendo geralmente apenas uma larva por flor em *A. tremolerasi* e várias em *A. burmeisteri*. Essas possuem o corpo bastante achatado e a cabeça, também achatada, bem esclerotizada (Figura 2.201). Encontrei larvas maiores de *A. tremolerasi* se alimentando dentro dos frutos em desenvolvimento, sendo que essas já possuíam o corpo cilíndrico e a cabeça menos achatada (Figura 2.202).

Um aspecto importante do comportamento de *Anchylorhynchus* é a estridulação. Todas as espécies que eu coletei apresentaram esse comportamento, restrito aos machos. Os besouros estridulavam quando tocados e também durante a cópula (ambos os comportamentos foram documentados em vídeo). Ao estridular, os machos movem vigorosamente a ponta do abdômen, o que sugere que o mecanismo de estridulação é élitro-tergal. Embora esse mecanismo seja amplamente difundido em determinados grupos de Curculionidae, era desconhecido em Derelomini (Lyal & King, 1996; Apêndice 2).

DISTRIBUIÇÃO

As espécies de *Anchylorhynchus* são encontradas na América do Sul e Central, do Canal do Panamá ao norte até a região de Buenos Aires ao sul, em ambientes abertos e florestados. A única ocorrência a oeste dos Andes é a do Panamá (Figuras 2.248-2.253).

Figuras 2.195-2.202 Biologia e desenvolvimento de *Anchylorhynchus*. **2.195** Fêmea de *A. aegrotus* sobre flor feminina de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, coletada em São Paulo –SP e fotografada em laboratório. Fotografia tomada por Flávio U. Yamamoto. **2.196** Casal de *A. aegrotus* copulando sobre ráquila de *Syagrus romanzoffiana*, coletados em São Paulo-SP e fotografados em laboratório. Fotografia tomada por Flávio U. Yamamoto. **2.197** *A. burmeisteri* sobre flor de *Butia yatay* (Mart.) Becc. em Ubajay, Argentina. **2.198** *A. burmeisteri* sobre uma espata na mesma localidade. A espata foi retirada da planta para a tomada da fotografia. Em geral, o acesso aos besouros escondidos sob a espata intacta é bem difícil. **2.199** *A. camposi* sobre espata de palmeira não identificada, Serra do Cipó (Minas Gerais). Fotografia tomada por Sergio A. Vanin. **2.200** Ovo recém posto de *A. tremolerasi* sob uma bráctea floral de *Butia eriospatha* (Mart. ex Drude) Becc., coletado em São Paulo – SP. Inicialmente liso e achatado, seu formato foi alterado durante a manipulação da flor. **2.201** Larva de *A. burmeisteri* entrando em fruto em desenvolvimento de *Butia yatay* pela superfície basal, coletada em Ubajay, Argentina. **2.202** Larva de *A. tremolerasi* em fruto de *Butia catarinensis* Noblick & Lorenzi, coletada em Laguna – SC.

Chave para as espécies

Além da inclusão de espécies novas, esta nova chave difere das anteriores para as espécies de *Anchylorhynchus* por ser elaborada de modo a dar menos ênfase à coloração. Além da variação de cor já conhecida anteriormente, alguns dos novos sinônimos deste trabalho tratam justamente de variedades cromáticas da mesma espécie. Assim, embora a coloração realmente possa diferenciar alguns pares de espécie, não deve ter um papel preponderante na identificação. Outro detalhe importante é que, apesar de não haver examinado *Anchylorhynchus parvus*, incluí também esta espécie na chave, baseando-me na descrição de Vaurie (1954).

1. Rostro com no máximo três carenas longitudinais (Figuras 2.47-2.49)2
 Rostro com sete carenas longitudinais (Figuras 2.43-2.46)3
2. Comprimento (élitro + pronoto) maior do que 5mm; rostro com três carenas bem destacadas; escamas do disco do pronoto direcionadas para o ápice (Figuras 2.116-2.117); sexto antenômero do funículo mais longo do que largo.....*A. tricarinatus* (Fig. 2.219)
 Comprimento menor do que 5 mm; rostro com duas a três carenas, às vezes pouco destacadas; escamas do disco do pronoto direcionadas para o centro ou para a margem posterior (Figuras 2.114-2.115); sexto antenômero do funículo tão longo quanto largo
 A. bicarinatus (Fig. 2.218)
3. Escamas da linha longitudinal central do pronoto voltadas claramente para a base, pelo menos na metade basal4
 Escamas da linha longitudinal central do pronoto com outra configuração 12
4. Escapo atingindo ou quase atingindo os olhos5
 Escapo claramente não atingindo os olhos 10

5. Escapo ultrapassando a margem anterior dos olhos; carenas do rostro um tanto indefinidas, especialmente próximo à base (Figuras 2.45-2.46); olhos arredondados; rostro preto uniforme e restante do corpo amarelo-claro; machos com rostro, antenas e pernas anteriores tão ou mais longos que os élitros; fêmeas com rostro aproximadamente tão largo no ápice quanto na base..... ***A. sp. nov. 7*** (Figs. 2.204-2.205)
Escapo apenas encostando na margem anterior dos olhos; carenas do rostro bem definidas até a base (Figuras 2.43-2.44); olhos ovalados; outro padrão de coloração.....**6**
6. Margens laterais do pronoto convergentes desde a base (Figuras 2.118-2.121); pronoto pelo menos 1,6 vezes mais largo na base do que longo.....**7**
Margens laterais do pronoto paralelas na base e convergentes só partir da região mediana (Figuras 2.94-2.97 e 2.128-2.129); pronoto no máximo 1,5 vezes mais largo do que longo**8**
7. Comprimento (élitro + pronoto) maior do que 7 mm; profêmur com dente bem evidente, escamas do pronoto voltadas para a margem posterior desde a região mediana (Figuras 2.120-2.121); hipômero e mesepímero com escamas pretas...***A. burmeisteri*** (Figs. 2.221-2.222)
Comprimento menor do que 7 mm; profêmur com dente pouco evidente e coberto por escamas; escamas do pronoto voltadas para a margem posterior desde próximo ao ápice (Figuras 2.118-2.119); região ventral sem escamas pretas..... ***A. sp. nov. 1*** (Fig. 2.220)
8. Rostro mais curto do que o pronoto; segundo antenômero do funículo mais curto do que o primeiro; epipleura e faixa central da base do pronoto e dos élitros com escamas escuras ***A. bucki*** (Fig. 2.237)
Rostro pelo menos tão longo quanto o pronoto; segundo antenômero do funículo pelo menos tão longo quanto o primeiro; coloração uniforme ou com outro padrão**9**

9. Rostro cerca de 1,5 vezes o comprimento do pronoto; segundo antenômero do funículo mais longo do que o primeiro; cabeça e rostro castanho escuro a preto, distantemente mais escuros que as antenas e o tegumento restante do corpo; escamas de cor variável amarelas, marrons ou pretas *A. sp. nov. 9* (Figs. 2.206-2.208)
 Rostro apenas um pouco mais longo que o pronoto; segundo antenômero do funículo tão longo quanto o primeiro; cabeça e rostro avermelhados a castanhos, da mesma cor que o restante do corpo; escamas de cor uniforme, amareladas a acinzentadas
 A. camposi (Fig. 2.209)
10. Élitros com margens laterais subparalelas, nunca alargadas no meio; protarsômero I distintamente mais longo que o terceiro (*e. g.* Figura 2.146) *A. sp. nov. 2* (Fig. 2.212)
 Élitros com margens laterais pelo menos ligeiramente alargadas no meio; protarsômero I aproximadamente tão longo quanto o terceiro (*e. g.* Figura 2.143) **11**
11. Olhos 0,6–0,9 vezes mais separados acima do que abaixo. Pronoto com as margens laterais geralmente convergentes desde a base e com a base levemente lobada no meio (Figuras 2.98-2.99); élitros geralmente se alargando no meio; hipômero com escamas esparsas (*e. g.* Figura 2.152) e mais finas do que as do pronoto.....
 A. amazonicus (Fig. 2.210)
 Olhos 1,1–1,2 vezes mais separados acima do que abaixo. Pronoto com as margens laterais geralmente paralelas na base e com a base quase reta (Figuras 2.100-2.101); élitros, em geral, com margens subparalelas; hipômero com escamas densas (*e. g.* Figura 2.150) e semelhantes às do pronoto *A. sp. nov. 5* (Fig. 2.211)
12. Antenômeros I-III do funículo distintamente mais longos que os seguintes e aproximadamente com o mesmo comprimento (Figuras

- 2.60-2.61); escamas de coloração uniforme acinzentadas a amareladas **13**
- Antenômeros I-III do funículo aproximadamente tão longos quanto os seguintes, ou antenômero III do funículo distintamente mais curto do que o segundo (*e. g.* Figuras 2.56-2.59); escamas de coloração variável..... **15**
13. Margens laterais do pronoto paralelas na base (Figuras 2.110-2.111); prosterno coberto por escamas amplamente sobrepostas (*e. g.* Figuras 2.155 e 2.157); pronoto menos do que 1,5 vezes mais largo do que longo; rostro no máximo 1,6 vezes mais largo do que longo..... **A. sp. nov. 6 (Fig. 2.216)**
- Margens laterais do pronoto convergentes desde a base (Figuras 2.106-2.109); prosterno coberto por escamas sem ou com pouca sobreposição (*e. g.* Figura 2.154); pronoto mais do que 1,5 vezes mais largo do que longo na base; rostro pelo menos 1,6 vezes mais longo do que o pronoto **14**
14. Escapo claramente não atingindo os olhos; profêmur, em vista lateral, cerca de 4 vezes mais longo do que largo (Figura 2.148); hipômero com escamas próximas às cavidades coxais semelhantes às demais (*e. g.* Figura 2.153); machos com dois primeiros tarsômeros do protarso extremamente alargados, achatados dorsoventralmente e com forma arredondada (Figura 2.148) **A. sp. nov. 3 (Fig. 2.214)**
- Escapo atingindo ou quase atingindo os olhos; profêmur, em vista lateral, cerca de 3 vezes mais longo do que largo (Figura 2.146); hipômero com escamas próximas às cavidades coxais maiores que as demais (*e. g.* Figura 2.150); machos com dois primeiros tarsômeros do protarso cilíndricos, somente um pouco alargados (Figura 2.146) **A. trapezicollis (Fig. 2.215)**

15. Clava antenal aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo juntos e três vezes mais larga que o último; pronoto quase tão largo quanto os élitros; rostro com tegumento avermelhado..... *A. parvus*
- Clava antenal nunca tão larga; pronoto e rostro com configuração variável..... **16**
16. Escamas da metade posterior do pronoto bem visíveis e voltadas ao centro ou à margem posterior (Figuras 2.104-2.105); margens laterais do pronoto claramente convergentes na base e regularmente curvadas ao ápice; protarso do macho com pelos alongados ventro-laterais (*e. g.* Figura 2.146)..... *A. sp. nov. 8* (Fig. 2.213)
- Se pelo menos algumas das escamas do pronoto são voltadas para a base (Figuras 2.130-2.131), então as escamas do disco são variavelmente reduzidas (Figura 2.137); pronoto com formato variável; protarso de ambos os sexos coberto ventralmente com cerdas curtas (*e. g.* Figuras 2.142-2.145)..... **17**
17. Protarso com dois primeiros tarsômeros mais longos do que largos (*e. g.* Figura 2.145); escamas da cabeça ou muito pequenas (podem parecer ausentes) ou direcionadas a um ponto basal com relação à depressão inter-ocular (Figuras 2.51-2.50); epipleura com inflexão bem marcada ao longo do intervalo IX na maioria dos espécimes.. **18**
- Protarso com dois primeiros tarsômeros tão ou menos longos do que largos (*e. g.* Figuras 2.141 e 2.144); escamas da cápsula cefálica grandes e direcionadas à depressão inter-ocular (*e. g.* Figuras 2.43-2.49); epipleura com inflexão suave..... **20**
18. Região ventral e epipleura cobertos com cerdas alongadas
..... *A. variabilis* (Figs. 2.240-2.244)
- Região ventral e epipleura cobertos com escamas **19**

19. Rostro no máximo 1,2 vezes mais longo que o pronoto; tegumento amarelado a castanho, nunca preto; élitros com escamas amareladas ou eventualmente com uma pequena faixa castanha na porção basal do intervalo *A. aegrotus* (Figs. 2.238-2.239)
- Rostro no mínimo 1,4 vezes mais longo do que o pronoto; tegumento preto no rostro, élitros e eventualmente em parte das pernas e da região ventral; élitros ou inteiramente cobertos por escamas pretas ou com escamas pretas intercaladas por faixas longitudinais de escamas claras nos intervalos pares *A. vittipennis* (Figs. 2.245-2.246)
20. Rostro preto com carenas indefinidas próximo à base (*e. g.* Figuras 2.45-2.46); áreas entre as carenas cobertas com cerdas setiformes desde a base; sexto antenômero do funículo distintamente mais longo do que largo; pronoto com margens laterais convergentes desde a base (Figuras 2.90-2.91) *A. albidus* (Fig. 2.203)
- Rostro de coloração variável e com carenas sempre bem destacadas até a base (*e. g.* Figura 2.43-2.44); áreas entre as carenas cobertas com cerdas escamiformes pelo menos na base; sexto artigo do funículo tão ou mais largo do que longo; pronoto com formato variável..... 21
21. Comprimento (pronoto + élitro) menor do que 4 mm; primeiro antenômero do funículo distintamente mais largo que o segundo (Figura 2.59); escamas de coloração sempre uniformemente amarelada; élitros pelo menos 1,5 vezes mais largos do que o pronoto *A. minimus* (Fig. 2.217)
- Comprimento maior do que 4 mm; primeiro antenômero do funículo somente um pouco mais largo do que o segundo (*e. g.* Figuras 2.56-2.58); escamas de coloração variável; élitros em geral menos de 1,5 vezes mais largos do que o pronoto..... 22

22. Clava antenal tão longa quanto o funículo (Figura 2.56); olhos mais de 1,5 vezes mais separados acima do que abaixo; escamas do disco do pronoto claramente direcionadas ao ápice (Figuras 2.124-2.125) ...
 A. bicolor (Figs. 2.233-2.235)
- Clava antenal mais curta do que o funículo (*e. g.* Figuras 2.57-2.58); olhos separados acima e abaixo aproximadamente pela mesma distância; escamas do disco do pronoto direcionadas ao centro ou ao ápice (Figuras 2.122-2.123 e 2.126-2.127)..... **23**
23. Clava antenal aproximadamente tão longa quanto os quatro últimos antenômeros do funículo (Figura 2.57); prosterno com escamas mais grossas que as do pronoto; rostro no máximo 1,5 vezes mais longo do que o pronoto *A. sp. nov. 4* (Fig. 2.236)
- Clava antenal aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo (*e. g.* Figura 2.58); prosterno com escamas mais finas que as do pronoto; rostro no mínimo 1,5 vezes mais longo do que o pronoto *A. tremolerasi* (Figs. 2.223-2.232)

Figuras 2.203-2.210 Hábito das espécies de *Anchylorhynchus*. A não ser pelos casos em que é explicitado o contrário, todos os espécimes são machos. As escalas correspondem a 1 mm. **2.203** *A. albidus*. **2.204** *A. sp. nov.* 7, macho. **2.205** *A. sp. nov.* 7, fêmea. **2.206** *A. sp. nov.* 9, macho. **2.207** *A. sp. nov.* 9, fêmea. **2.208** *A. sp. nov.* 9, fêmea. **2.209** *A. camposi*. **2.210** *A. amazonicus*.

Figuras 2.211-2.218 Hábito das espécies de *Anchylorhynchus*. A não ser pelos casos em que é explicitado o contrário, todos os espécimes são machos. As escalas correspondem a 1 mm. **2.211** *A. sp. nov.* 5. **2.212** *A. sp. nov.* 2. **2.213** *A. sp. nov.* 8. **2.214** *A. sp. nov.* 3. **2.215** *A. trapezicollis*. **2.216** *A. sp. nov.* 6. **2.217** *A. minimus*. **2.218** *A. bicarinatus*.

Figuras 2.219-2.226 Hábito das espécies de *Anchylorhynchus*. A não ser pelos casos em que é explicitado o contrário, todos os espécimes são machos. As escalas correspondem a 1 mm. **2.219** *A. tricarinatus*. **2.220** *A. sp. nov.* 1. **2.221** *A. burmeisteri*. **2.222** *A. burmeisteri*, fêmea. **2.223-2.226** *A. tremolerasi*.

Figuras 2.227-2.234 Hábito das espécies de *Anchylorhynchus*. A não ser pelos casos em que é explicitado o contrário, todos os espécimes são machos. As escalas correspondem a 1 mm. 2.227-2.232 *A. tremolerasi*. 2.233-2.234 *A. bicolor*.

Figuras 2.235-2.242 Hábito das espécies de *Anchylorhynchus*. A não ser pelos casos em que é explicitado o contrário, todos os espécimes são machos. As escalas correspondem a 1 mm. **2.235** *A. bicolor*. **2.236** *A. sp. nov.* 4. **2.237** *A. bucki*. **2.238** *A. aegrotus*, macho. **2.239** *A. aegrotus*, fêmea. **2.240** *A. variabilis*, macho **2.241-2.242** *A. variabilis*, fêmea.

Figuras 2.243-2.246 Hábito das espécies de *Anchylorhynchus*. A não ser pelos casos em que é explicitado o contrário, todos os espécimes são machos. As escalas correspondem a 1 mm. 2.243-2.244 *A. variabilis*, fêmea. 2.245-2.246 *A. vittipennis*.

Descrição das espécies

Todas as descrições que seguem estão baseadas principalmente nos machos. Todos os caracteres quantitativos são apresentados em separado para cada sexo. Já os qualitativos são apresentados para as fêmeas somente quando possuem dimorfismo sexual. Devido à grande quantidade de material examinado, os coletores e datas de coleta observados nos rótulos não são apresentados. Em vez disso, há um sumário dos meses em que os espécimes foram coletados ao fim de cada descrição.

As informações presentes nos rótulos e na literatura sobre a planta hospedeira também são apresentadas. Procurei, na medida do possível, esclarecer as circunstâncias sob as quais as plantas hospedeiras foram identificadas, e estabelecer um grau de confiança para cada identificação.

Anchylorhynchus albidus Bondar, 1943

Figs. [2.63](#), [2.90-2.91](#), [2.172](#) e [2.203](#).

Ancylorrhynchus albidus Bondar, 1943b:362 (descrição).

Anchylorhynchus albidus; Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:26 (revisão, designação de lectótipo); Wibmer & O' Brien, 1986:195 (cat.).

Lectótipo: Macho, Campo Formoso – BA, Bondar, em *Cocos coronata*. Depositado no AMNH, examinado.

REDESCRIÇÃO

CABEÇA. **Rostro** 1.4 vezes mais longo que o pronoto; 1.4 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento preto; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), sendo os dois pares mais laterais irregulares (principalmente próximo à base); com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas castanhas, setiformes

da base ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.5 vezes mais altos do que largos; 0.8 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento castanho, mais claro que o do rosto; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo aproximadamente tão longo quanto o primeiro, cerca de 1,5 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo mais longo do que largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo. **Peças bucais** não dissecadas. **Mandíbula esquerda** com margem externa levemente sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice um tanto obtuso, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 2 vezes mais largo que longo.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.5 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, regularmente convergentes desde a base, com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao centro ou ao ápice. **Profêmur** aproximadamente 3,5 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 3 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** não preservado no material analisado; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 0.9 vezes mais longo do que largo; com

tegumento castanho, da mesma cor que o dos élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.4 vezes mais largos que o pronoto; 1.5 vezes mais longos do que largos; 3.3 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, formando um ângulo bem marcado; com margens laterais mais largas da região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas de cor similar ou somente um pouco mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura densa, cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante às do pronoto, com ápice acuminado; com escamas próximas das cavidades coxais semelhantes às demais. **Prosterno** com comprimento 1.0 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas sem ou com pouca sobreposição, mais finas que as do pronoto, com ápice acuminado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior. **Metasterno** com concavidade central bem marcada; centro da concavidade coberto com pelos.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com cerdas prostradas. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 6 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constrito; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,4 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 2 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com uma área membranosa pouco esclerotizada anterior e ventral ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 4.6 mm.

Rostro 1.3 vezes mais longo que o pronoto; 1.5 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** não medidos. **Pronoto** com largura na base 1.5 vezes o comprimento. **Prosterno** não medido. **Escutelo** 1.3 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.5 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.6 vezes a largura; 3.5 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

Essa espécie, grupo-irmão das demais espécies de *Anchylorhynchus*, pode ser diferenciada das demais pelo pronoto cônico com escamas voltadas para a frente e o rostro muito escuro com carenas pouco definidas próximo à base. Essas características se mostraram constantes nos poucos exemplares que analisei.

Bondar (1943b) descreveu a espécie com base em oito espécimes, dos quais Vaurie (1954) observou seis, depositados na coleção do AMNH. Encontrei somente cinco desses na coleção, não sendo possível a identificação do sexo de um deles devido ao modo como estava montado. Antes de visitar o AMNH, eu havia feito uma descrição parcial com base nos dois espécimes do DZUP, e todos os caracteres se mostraram congruentes com a série-tipo. Infelizmente, eu ainda não havia atentado para as pernas dos espécimes e somente após a visita ao AMNH notei que faltavam os dois artículos distais em ambos os protarsos do macho do DZUP. Por conta disso, os caracteres relacionados ao tarso não foram descritos.

DISTRIBUIÇÃO

A espécie é conhecida somente da caatinga no interior do Estado da Bahia (Figura 2.249).

PLANTA HOSPEDEIRA

Syagrus coronata (Mart.) Becc.

Bondar (1943b) afirma haver coletado os espécimes em *Cocos coronata* Mart. (sinônimo de *Syagrus coronata*); e os exemplares da série-tipo no AMNH estão rotulados de acordo.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. **Bahia:** Campo Formoso (lectótipo ♂ AMNH, 1♂ 2♀ 1 sexo indet. paralectótipos AMNH); Maracás (1♂ 1♀ DZUP).

DATAS DE COLETA

A série-tipo não possui data, e os demais espécimes foram coletados em 1º de setembro.

Anchylorhynchus sp. nov. 7

Figs. 2.45-2.46, 2.64, 2.92, 2.93, 2.139, 2.173, 2.204 e 2.205

DESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 4.8–5.7 mm.

CABEÇA. **Rostro** 2.1–2.7 vezes mais longo que o pronoto; 1.1–1.3 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento preto; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), sendo os dois pares mais laterais irregulares (principalmente próximo à base); com escrobo direcionado obliquamente para baixo; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes finas ou setiformes na base a setiformes no

ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.0–1.1 vezes mais altos do que largos; 0.7–0.8 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento castanho, mais claro que o do rosto; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo curvo, ultrapassando a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo mais longo que o primeiro, cerca de 1,5 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo mais longo do que largo, aproximadamente tão largo quanto a clava; com clava mais curta que o último antenômero do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice bastante agudo, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe moderadamente alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial atingindo aproximadamente o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral alongada, com base da porção dorsal formando um ângulo obtuso; com primeiro palpômero com duas cerdas apicais, mais curtas do que a largura do palpômero; com segundo palpômero distintamente mais longo que o primeiro. **Lábio** com pré-mento quase tão longo quanto largo, com margens laterais paralelas na região mediana, retraído na região látero-apical, com duas faixas oblíquas de cerdas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento de cerca da metade do pré-mento; com palpos separados por menos da metade da largura do palpômero I; com palpômero I aproximadamente tão longo quanto largo; com palpômero II aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III com uma cerda lateral.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.4–1.5 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, paralelas da base à região mediana e então convergentes, sem constrição apical ou com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas para a base desde a região mediana. **Profêmur** aproximadamente 8 vezes mais longo do que largo em vista lateral, muito mais alongado do que o mesofêmur e o metafêmur; aproximadamente 2 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente pouco evidente. **Protarso** com tarsômero I mais de 3 vezes mais longo que o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais muito mais longos do que largos, em conjunto mais longos do que a tíbia; coberto latero-ventralmente somente por cerdas longas e esparsos. **Escutelo** 0.9–1.3 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor que o dos élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.3–1.5 vezes mais largos que o pronoto; 1.6–1.9 vezes mais longos do que largos; 3.4–3.6 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, formando um ângulo bem marcado; com margens laterais mais largas da região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas de cor similar ou somente um pouco mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura densa, cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas mais grossas e maiores do que as do pronoto, com ápice truncado ou acuminado; com escamas próximas das cavidades coxais semelhantes às demais. **Prosterno** com comprimento

0.8–1.0 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas amplamente sobrepostas, mais finas que as do pronoto, com ápice acuminado. **Metepisterno** com escamas sobrepostas em toda a extensão. **Metasterno** sem concavidade; centro da concavidade coberto com pelos.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com cerdas prostradas. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 6 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constricto; com placa ventral bastante fina e pouco esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,3 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 2,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com um par de bolsas membranosas contendo microtríquias divergindo próximo ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 4.5–5.1 mm.

Rostro 1.6–1.7 vezes mais longo que o pronoto; 1.0 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.0–1.1 vezes mais altos do que largos; 0.7 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.5–1.6 vezes o comprimento; com margens laterais, em vista dorsal, convergentes desde a base e com uma inflexão moderada na região mediana. **Profêmur** não alongado com relação ao mesofêmur e o metafêmur. **Prosterno** com comprimento 0.8–1 vezes a largura das coxas. **Protarso** com dois tarsômeros proximais mais longos do que largos, mas bem mais curtos do que a tíbia; sem cerdas longas. **Escutelo** 0.9–1.0 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.4–1.6 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.6–1.7 vezes a largura; 3.7–4 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

Essa espécie é irmã de outra encontrada na Colômbia, *A. sp.nov. 9*, sendo a sua relação suportada por uma combinação de 11 caracteres, todos homoplásticos em algum ponto da árvore. Entre eles, estão o rostro preto, o pronoto com margens paralelas na base e com uma inflexão na região mediana, e prosterno e metepisterno com escamas sobrepostas.

Esse grupo, por sua vez, é irmão do clado K, sendo esse agrupamento sustentado pelos machos com cerdas longas no protarso e palpígero transversal em vista ventral.

A. sp. nov. 7 é facilmente distinguido de todas as espécies de *Anchylorhynchus* por uma série de autapomorfias: olhos arredondados, machos com rostro, antena e pernas anteriores extremamente alongados e fêmeas com rostro não alargado no ápice com relação à base, élitros bastante alongados e com ápice menos arredondado do que nas outras espécies.

Essa é a única espécie de *Anchylorhynchus* com dimorfismo sexual no rostro. O tipo de dimorfismo, contudo, difere daquele observado na maioria das espécies de Curculionidae, uma vez que aqui são os machos que possuem o rostro mais longo. A inserção antenal também é sexualmente dimórfica, sendo ainda mais apical nos machos do que nas fêmeas.

DISTRIBUIÇÃO

A espécie é conhecida somente da localidade-tipo, na Colômbia (Figura [2.248](#)).

PLANTA HOSPEDEIRA

Syagrus sancona H. Karst.

Informações obtidas do coletor (L. A. Nuñez-Avellaneda), que estuda a polinização da palmeira.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

COLÔMBIA. **Casanare:** Sabanalarga, Vereda Piñal (6♂ 2♀ MZSP); Yopal, Corregimiento Morichal (1♂ 1♀ MZSP).

DATAS DE COLETA

Julho e agosto.

Anchylorhynchus sp. nov. 9

Figuras [2.94-2.95](#), [2.174](#) e [2.206-2.208](#)

DESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 3.9–4.7 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.4–1.6 vezes mais longo que o pronoto; 1.2–1.3 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento castanho a preto; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), sendo o par ao longo do escrobo pouco destacado próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com cerdas finas e alongadas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas ou com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas castanhas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.3 vezes mais altos do que largos; 0.7–0.9 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento de coloração semelhante à do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração variando desde totalmente escura a totalmente amarelada. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo

que o segundo; com segundo antenômero do funículo mais longo que o primeiro, cerca de 2 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo tão longo quanto largo, mais estreito que a clava; com clava tão longa quanto os quatro últimos antenômeros do funículo.

Mandíbula esquerda com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice bastante agudo, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe moderadamente alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial atingindo aproximadamente o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral alongada, com base da porção dorsal formando um ângulo obtuso; com primeiro palpômero com duas cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 2 vezes mais largo que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, formando um ângulo reto na região látero-apical, com duas faixas oblíquas de cerdas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento menor que a metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente metade da largura do palpômero I; com palpômero I transversal; com palpômero II mais curto que o palpômero III; com palpômero III com uma cerda lateral.

TÓRAX. Pronoto com largura na base 1.4–1.5 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, paralelas da base à região mediana e então convergentes, com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, mais claro que o da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas totalmente amareladas, ou com escamas amareladas no disco e finas faixas longitudinais de escamas escuras nas laterais, ou com

escamas escuras e uma fina faixa de escamas amareladas nas margens laterais e na base; escamas da linha longitudinal central direcionadas para a base desde a região mediana. **Profêmur** aproximadamente 4 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I mais longo que o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais mais longos do que largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos e também por pelos mais longos e esparsos. **Escutelo** 1.0–1.1 vezes mais longo do que largo; com tegumento preto ou castanho; com escamas amareladas na base e nas laterais e marrons a pretas no centro, ou com escamas amareladas. **Élitros** 1.4–1.6 vezes mais largos que o pronoto; 1.4–1.6 vezes mais longos do que largos; 3.0–3.4 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais aproximadamente paralelas, pouco se alargando até a região mediana; com escamas amareladas, ou com as laterais e o ápice com escamas marrons a pretas entremeadas por escamas amareladas esparsas, ou inteiramente cobertos por escamas marrons a pretas entremeadas por escamas amareladas esparsas; com epipleura com inflexão suave, coberta com uma faixa de escamas escuras ou coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor variável, de amarelado a preto; coberta com cerdas distintamente mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura densa, cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante às do pronoto, com ápice truncado ou acuminado; com escamas próximas das cavidades coxais semelhantes às demais. **Prosterno** com comprimento 1.1–1.2 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente

sinuosa; coberto por escamas amplamente sobrepostas, de tamanho similar às do pronoto, com ápice acuminado. **Metepisterno** com escamas sobrepostas em toda a extensão. **Metasterno** com concavidade central pouco marcada; centro da concavidade coberto com pelos.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com cerdas prostradas. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 6 vezes mais longo do que alto; não alargado na região da abertura; com ápice constrito; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,4 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 2,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com uma área membranosa pouco esclerotizada anterior e ventral ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 4.3–4.8 mm.

Rostro 1.4–1.6 vezes mais longo que o pronoto; 1.2-1.3 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.4–1.5 vezes mais altos do que largos; 0.7 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.4–1.5 vezes o comprimento; com margens laterais, em vista dorsal, paralelas na base e regularmente curvadas ao ápice. **Prosterno** com comprimento 1.1–1.2 vezes a largura das coxas. **Protarso** sem cerdas longas. **Escutelo** 1.1–1.2 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.5–1.6 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.4–1.6 vezes a largura; 3.4–3.6 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

Essa espécie é irmã de *A. sp. 7*, sendo que os caracteres que sustentam essa relação estão discutidos nessa outra espécie. Ela pode ser distinguida das demais espécies de *Anchylorhynchus* pela cabeça e rostro

bastante largos e com tegumento escuro, pelas carenas junto ao escrobo pouco definidas próximo à base, pelo protarsômero proximal mais longo do que largo em ambos os sexos, pelos élitros relativamente largos (1,4–1,6 vezes mais longos do que largos) e com as margens paralelas e pelo pronoto com margens paralelas na base e um inflexão na região mediana, com escamas voltadas para a base na metade basal.

A existência de diversos padrões de cor das escamas é uma convergência com o clado D. Nos indivíduos estudados, observei três padrões de cor (Figuras 2.206-2.208). Não parece haver dimorfismo sexual quanto a essa característica, embora o padrão de élitros e pronoto escuros só tenha sido observado em um único indivíduo, fêmea.

DISTRIBUIÇÃO

A espécie é conhecida somente da localidade-tipo, na Colômbia.

PLANTA HOSPEDEIRA

Syagrus orinocensis (Spruce) Burret e *Syagrus sancona* H. Karst.

Informações obtidas do coletor (L. A. Nuñez-Avellaneda), que estuda a polinização das palmeiras.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

COLÔMBIA. **Casanare:** Sabanalarga, Vereda Piñal (7♂ 13♀ MZSP); Yopal, Corregimiento Morichal (16♂ 6♀ MZSP).

DATAS DE COLETA

Junho a agosto, outubro a novembro.

Anchylorhynchus camposi Bondar, 1941

Figs. 2.96-2.97, 2.140, 2.154, 2.158, 2.175 e 2.199.

Ancylorrhynchus camposi Bondar, 1941a:466, Fig. 28 (descrição); Bondar, 1943b:362 (revisão). Lectótipo: Fêmea, Brazil, Bahia, Jiqui, V/1941, Bondar, em *Cocos Campestris*. Depositado no AMNH, examinado.

Anchylorhynchus camposi; Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:25, Figs. 2D e 3C (revisão e designação de lectótipo); Wibmer & O'Brien, 1986:195 (cat.).

REDESCRIÇÃO

MACHOS – Tamanho (comp. élitros + pronoto) 4.2–6.3 mm.

CABEÇA. Rostro 1.1–1.2 vezes mais longo que o pronoto; 1.3–1.5 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento avermelhado a castanho escuro; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.5–1.6 vezes mais altos do que largos; 0.9–1.1 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento de coloração semelhante à do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo aproximadamente tão longo quanto o primeiro, cerca de 1,5 vezes mais longo que o terceiro; com sexto

antênômero do funículo tão longo quanto largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os três últimos antênômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice um tanto obtuso, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar bissinuosa. **Maxila esquerda** com estipe moderadamente alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial atingindo aproximadamente o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral aproximadamente tão longa quanto larga, com base da porção dorsal formando um ângulo obtuso; com primeiro palpômero com três cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 1,5 vezes mais largo do que longo, com margens laterais divergentes na região mediana, formando um ângulo reto na região látero-apical, com duas faixas oblíquas de cerdas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento de cerca da metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente metade da largura do palpômero I; com palpômero I aproximadamente tão longo quanto largo; com palpômero II aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III com duas cerdas laterais.

TÓRAX. Pronoto com largura na base 1.5–1.5 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, paralelas na base e regularmente curvadas ao ápice ou com margens laterais, em vista dorsal, subparalelas na base e regularmente curvadas ao ápice, com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas para a base desde a região

mediana. **Profêmur** aproximadamente 3,5 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais aproximadamente tão longos quanto largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos e também por pelos mais longos e esparsos. **Escutelo** 0.8–1.0 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor que o dos élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.1–1.3 vezes mais largos que o pronoto; 1.5–1.6 vezes mais longos do que largos; 2.7–3.1 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, formando um ângulo bem marcado; com margens laterais aproximadamente paralelas, pouco se alargando até a região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas de cor similar ou somente um pouco mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura esparsa, não cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante às do pronoto, com ápice truncado; com escamas próximas das cavidades coxais semelhantes às demais. **Prosterno** com comprimento 1.2–1.4 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas sem ou com pouca sobreposição, mais finas que as do pronoto, com ápice acuminado ou com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior. **Metasterno** sem concavidade; centro da concavidade coberto com cerdas bastante curtas.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com escamas finas. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 6 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constricto; com placa ventral bastante fina e pouco esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,5 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 3 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com um par de escleritos em forma de L, voltados para fora, anteriores ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 3.4–4.8 mm.

Rostro 1.1–1.3 vezes mais longo que o pronoto; 1.3–1.6 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.4–1.6 vezes mais altos do que largos; 1.0–1.2 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.5–1.6 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 1–1.2 vezes a largura das coxas. **Protarso** sem cerdas longas. **Escutelo** 0.7–1.1 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.3–1.4 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.5–1.6 vezes a largura; 3–3.6 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e restrita à porção distal do segmento.

DISCUSSÃO

Essa espécie ocupa uma posição basal no clado K, que possui como sinapomorfias não homoplásticas dentro do gênero a presença de escleritos em forma de L no endofalo, posteriormente convertidos para uma forma arredondada, e a presença de três setas apicais no palpômero maxilar I. A presença de duas setas no palpômero labial III também pode caracterizar o grupo, embora esteja homoplasticamente presente em *A. tricarinatus*.

O aspecto geral dos besouros desse grupo é bastante generalizado. Possuem, em geral, escamas de cor uniforme acinzentadas ou amarelo-claro e prosterno alongado. *A. camposi* pode ser distinguido das demais espécies pelo rostro curto, 1,1 a 1,3 vezes mais longo que o pronoto. Pode ser diferenciada, ainda, pela combinação de escamas do pronoto voltadas para trás e pelo corpo alongado com margens dos élitros não se alargado na linha mediana.

O material-tipo e os demais espécimes examinados foram coletados em localidades bastante afastadas entre si e em diferentes palmeiras hospedeiras. Apesar disso, não consegui encontrar uma diferença morfológica consistente entre eles além do tamanho (maior nos espécimes da série-tipo). Levando-se em conta que essa característica se mostrou variável em muitas das espécies, considero que todos os exemplares pertençam à mesma espécie.

DISTRIBUIÇÃO

Em campos rupestres e cerrados da Bahia a São Paulo (Fig. 2.250).

PLANTA HOSPEDEIRA

Syagrus flexuosa (Mart.) Becc. ou *Syagrus campestris* (Mart.) H. Wendl., *S. loefgrenii* Glassman e *S. pleioclada* Burret.

Bondar (1941a) afirma haver coletado esses besouros em *Cocos campestris* Mart., sinônimo de *Syagrus flexuosa* (Mart.) Becc. segundo vários autores, na região da Chapada Diamantina, Bahia. Recentemente, Lorenzi *et al.* (2010) reabilitaram *Syagrus campestris* (Mart.) H. Wendl. como espécie válida. Contudo, a localidade-tipo de *Anchylorhynchus camposi* está fora da distribuição da palmeira fornecida pelos autores. Sendo assim, não é possível se afirmar com precisão a qual das duas espécies pertencem as palmeiras observadas por Bondar (1941a).

Ilse Silbauer-Gottsberger coletou essa espécie na Serra do Cipó em Minas Gerais e em cerrado no Estado de São Paulo, associada a duas formas de palmeira, uma pequena e outra robusta. Ambas foram identificadas como *S. loefgrenii* Glassman por Noblick (I. Silbauer-Gottsberger, comunicação pessoal).

Eu coletei em *S. pleioclada* Burret na Serra do Cipó, em Minas Gerais, sendo a planta identificada por A. C. Marcato. Espécimes depositados no herbário SPF, com número **B. A. S. Medeiros 25**.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. **Bahia:** Barra da Estiva, Novo Acre [antiga Jiqui] (lectótipo ♂ AMNH, 2♀ paralectótipos AMNH, 1♂ paralectótipo MZSP); sem localidade precisa (1♀ paralectótipo MNRJ). **Minas Gerais:** Indianópolis, Fazenda Tabatinga (1♀ MZSP, 5♂ 7♂ IGGT); Jaboticatubas (11♂ 17♀ MZSP); Santana do Riacho (7♂ 2♀ MZSP). **São Paulo:** Botucatu (1♀ IGGT). **Sem localidade precisa:** (1♀ MZSP)

DATAS DE COLETA

Fevereiro, abril a maio, outubro.

Anchylorhynchus amazonicus Voss, 1943

Figs. 2.65, 2.72, 2.81, 2.98-2.99, 2.136, 2.161-2.162, 2.164, 2.176 e 2.210.

Ancylorrhynchus amazonicus Voss, 1943:63 (descrição).

Anchylorhynchus amazonicus; Vaurie, 1954:26 (revisão); Wibmer & O'Brien, 1986:195 (cat.). Lectótipo: Macho, Amazonas, coll. Kraatz. Depositado no DEI, examinado.

REDESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 4.3–6.0 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.4–1.8 vezes mais longo que o pronoto; 1.2–1.4 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento avermelhado a castanho escuro; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.5–1.6 vezes mais altos do que largos; 0.6–0.9 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento castanho, igual ou mais claro que o do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, claramente não atingindo os olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo aproximadamente tão longo quanto o primeiro, cerca de 1,5 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo mais longo do que largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os dois últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice um tanto obtuso, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar bissinuosa. **Maxila esquerda** com estipe moderadamente alongado, contendo uma cerda longa ventral ou sem cerdas; com complexo gáleo-lacinial ultrapassando o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral alongada, com base da porção dorsal formando um ângulo obtuso; com primeiro palpômero com três cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 1,5 vezes

mais largo do que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, lobado na região látero-apical, com duas faixas oblíquas de cerdas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento de cerca da metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente metade da largura do palpômero I; com palpômero I mais longo do que largo; com palpômero II aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III com uma cerda lateral.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.4–1.7 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, subparalelas a convergentes na base e regularmente curvadas ao ápice, com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas para a base desde a região mediana. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais aproximadamente tão longos quanto largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos e também por pelos mais longos e esparsos. **Escutelo** 0.8–1.3 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor que o dos élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.3–1.6 vezes mais largos que o pronoto; 1.4–1.5 vezes mais longos do que largos; 2.6–3.9 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais mais largas da região mediana, ou aproximadamente paralelas, pouco se alargando até a região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que

seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas de cor similar ou somente um pouco mais claras que as do pronoto, ou coberta com cerdas distintamente mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura esparsa, não cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante ou mais finas que as do pronoto, com ápice truncado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento 1.1–1.4 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas sem ou com pouca sobreposição, mais finas que as do pronoto, com ápice acuminado ou com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior. **Metasterno** com concavidade central pouco marcada; centro da concavidade coberto com cerdas bastante curtas.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com cerdas prostradas, ou cobertos com escamas finas. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 6 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constrito; com placa ventral bastante fina e pouco esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,2 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 3 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com um par de escleritos em forma de L, voltados para fora, anteriores ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – Tamanho 4.1–4.9 mm.

Rostro 1.5–1.6 vezes mais longo que o pronoto; 1.3–1.5 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.4–1.6 vezes mais altos do que largos; 0.7–0.9 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.5–1.7 vezes o comprimento. **Prosterno** com

comprimento 1–1.3 vezes a largura das coxas. **Protarso** sem cerdas longas. **Escutelo** 0.9–1.0 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.3–1.5 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.5–1.6 vezes a largura; 3–3.7 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e restrita à porção distal do segmento.

DISCUSSÃO

Essa espécie, juntamente com seu grupo-irmão *A. sp. nov. 5*, difere das demais do clado K pela concavidade do metasterno dos machos presente, mas pouco demarcada, e palpômero labial I mais longo do que largo. As demais características que suportam esse grupo (formato do pronoto e presença de cerda no estipe) são fixadas em *A. sp. nov. 5*, mas variáveis em *A. amazonicus*. Ver a discussão de *A. sp. nov. 5* para os caracteres que diferenciam as duas espécies.

Como visto acima, todas as características que suportam o grupo são variáveis, presentes em um só sexo, ou de difícil visualização. Uma combinação de caracteres, contudo, pode ser utilizada como diagnose: rostro longo (1,4 a 1,8 vezes o comprimento do pronoto), escamas voltadas para trás na metade basal do pronoto, 2 protarsômeros proximais não alongados com relação aos demais e corpo um tanto arredondado.

Até este trabalho, a espécie era conhecida somente pelo tipo, sem localidade precisa. A comparação deste com espécimes recebidos de Canaã dos Carajás, no Pará, mostrou uma correspondência muito grande, sendo que o tipo difere desses outros exemplares examinados somente pelos seguintes caracteres: tamanho maior, tegumento da cabeça mais escuro que pronoto e élitro, escamas dorsais de amarelo mais vivo, escamas do prosterno mais finas e ventritos cobertos com cerdas bastante finas. Como todos esses caracteres mostraram algum grau de variação na

amostra estudada, considereirei que os espécimes do Pará devem corresponder à mesma espécie que o tipo.

DISTRIBUIÇÃO

A espécie é conhecida somente de Canaã dos Carajás, Pará (Fig. 2.252).

PLANTA HOSPEDEIRA

Syagrus cocoides Mart.

Informação obtida do rótulo dos espécimes, coletados por R. M. Valente diretamente da planta hospedeira.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. **Pará:** Canaã dos Carajás (10♂ 10♀ MPEG).

PAÍS NÃO ESPECIFICADO. Amazonas (lectótipo ♂).

DATAS DE COLETA

24-25 de julho e 27-30 de novembro.

Anchylorhynchus sp. nov. 5

Figuras 2.100-2.101, 2.160, 2.177 e 2.211.

DESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 4.0–5.6 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.3–1.6 vezes mais longo que o pronoto; 1.3–1.4 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento avermelhado a castanho escuro; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção

ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.6–1.6 vezes mais altos do que largos; 1.2 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento castanho, igual ou mais claro que o do rosto; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, claramente não atingindo os olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo aproximadamente tão longo quanto o primeiro, cerca de 1,5 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo mais longo do que largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os dois últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice um tanto obtuso, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar bissinuada. **Maxila esquerda** com estipe moderadamente alongado, sem cerdas; com complexo gáleo-lacinial ultrapassando o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral alongada, com base da porção dorsal formando um ângulo obtuso; com primeiro palpômero com três cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 1,5 vezes mais largo do que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, lobado na região látero-apical, com duas faixas oblíquas de cerdas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento de cerca da metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente metade da largura do palpômero I; com palpômero I mais longo do que largo; com palpômero II aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III com duas cerdas laterais.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.4–1.6 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, subparalelas na base e regularmente curvadas ao ápice, com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas para a base desde a região mediana. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais aproximadamente tão longos quanto largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos e também por pelos mais longos e esparsos. **Escutelo** 0.8–1.0 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor que o dos élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.2–1.4 vezes mais largos que o pronoto; 1.4–1.5 vezes mais longos do que largos; 2.4–2.8 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, formando um ângulo bem marcado; com margens laterais aproximadamente paralelas, pouco se alargando até a região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas de cor similar ou somente um pouco mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura densa, cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante às do pronoto, com ápice truncado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento 1.2–1.4 vezes a largura das coxas; com lobos oculares

indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas sem ou com pouca sobreposição, similares a ligeiramente mais grossas que as do pronoto ou mais finas que as do pronoto, com ápice acuminado ou com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior. **Metasterno** com concavidade central pouco marcada; centro da concavidade coberto com escamas.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com escamas finas. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 6 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constricto; com placa ventral bastante fina e pouco esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,2 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 3 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com um par de escleritos em forma de L, voltados para fora, anteriores ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 4.6–5.3 mm.

Rostro 1.5–1.6 vezes mais longo que o pronoto. **Olhos** 1.6 vezes mais altos do que largos; 1.1 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.5–1.6 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 1.2–1.3 vezes a largura das coxas. **Protarso** sem cerdas longas. **Escutelo** 0.7–0.9 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.4–1.8 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.2–1.4 vezes a largura; 3.1–3.2 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e restrita à porção distal do segmento.

DISCUSSÃO

Essa espécie é muito semelhante a *A. amazonicus*, sendo que as duas formam um grupo monofilético. Embora homoplásticas, as autapomorfias de cada uma servem para separar as duas espécies. *A. sp. nov. 5* possui escamas mais grossas na região ventral, coloração de um amarelo geralmente mais pálido, élitros mais largos mas não alargados na região mediana, e pronoto com margens subparalelas na base. Além disso, *A. sp. nov. 5* possui uma distância entre os olhos 1,1–1,2 vezes maior acima do que abaixo, contra 0,6–0,9 em *A. amazonicus*. Dentro do clado K, a grande distância entre os olhos da primeira espécie é uma característica exclusiva.

Embora quase todas as características acima possuam algum grau de sobreposição, em conjunto elas indicam que as duas amostras provavelmente pertencem a linhagens divergentes, ainda que próximas. Os espécimes aqui estudados de *A. amazonicus* e *A. sp. nov. 5* foram coletados a cerca de 1200 km distância e em diferentes palmeiras hospedeiras. Ambas as palmeiras, contudo, possuem ampla distribuição geográfica, com uma certa sobreposição (Lorenzi *et al.*, 2010) e alguma sobreposição na sua ecologia, sendo ambas encontradas em cerrados rochosos (Noblick, 1996). A localidade onde *A. sp. nov. 5* foi coletada está fora da distribuição conhecida para ambas as espécies, mas se aproxima mais da distribuição de *Syagrus comosa* (Mart.) Mart. *in* Orbigny. Coletas futuras em localidades adicionais podem elucidar se há alguma descontinuidade entre as duas espécies, ou se se tratam somente de variantes geográficas ao longo de um gradiente.

DISTRIBUIÇÃO

A espécie é conhecida somente da região da Chapada dos Guimarães, no estado do Mato Grosso (Fig. [2.252](#)).

PLANTA HOSPEDEIRA

Syagrus comosa (Mart.) Mart. in Orbigny.

Eu coletei os besouros nas palmeiras, identificadas por A. C. Marcato. Exsicatas da planta hospedeira foram depositadas no herbário do Departamento de Botânica da USP (SPF); com números de coletor **B. A. S. Medeiros 28-30**.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. **Mato Grosso**. Chapada dos Guimarães (2♂ 3♀); Cuiabá (3♂ 8♀).

DATAS DE COLETA

19 e 20 de outubro.

Anchylorhynchus sp. nov. 2

Figuras [2.62](#), [2.102-2.103](#), [2.178](#) e [2.212](#).

DESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 5.3–6.7 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.3–1.4 vezes mais longo que o pronoto; 1.4–1.7 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento avermelhado a castanho escuro; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.5 vezes mais altos do que largos; 0.8 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento de coloração semelhante à do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de

coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, claramente não atingindo os olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo aproximadamente tão longo quanto o primeiro, cerca de 2 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo tão longo quanto largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os dois últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice arredondado, formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar bisinuosa. **Maxila esquerda** com estipe moderadamente alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial ultrapassando o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral alongada, com base da porção dorsal formando um ângulo obtuso; com primeiro palpômero com três cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 1,5 vezes mais largo do que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, lobado na região látero-apical, com duas faixas oblíquas de cerdas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento de cerca da metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente metade da largura do palpômero I; com palpômero I aproximadamente tão longo quanto largo; com palpômero II aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III com duas cerdas laterais.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.5–1.5 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, paralelas na base e regularmente curvadas ao ápice, com uma leve constrição apical; com tegumento

castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas para a base desde a região mediana. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I mais longo que o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais ligeiramente mais largos do que longos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos e também por pelos mais longos e esparsos. **Escutelo** 0.7–0.9 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor que o dos élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.1–1.2 vezes mais largos que o pronoto; 1.4–1.6 vezes mais longos do que largos; 2.5–2.8 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, formando um ângulo bem marcado; com margens laterais aproximadamente paralelas, pouco se alargando até a região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas de cor similar ou somente um pouco mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura esparsa, não cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante às do pronoto, com ápice truncado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento 1.5–1.7 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas sem ou com pouca sobreposição, mais finas que as do pronoto, com ápice acuminado ou com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem

anterior. **Metasterno** sem concavidade; centro da concavidade coberto com pelos.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com escamas finas. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 7 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constricto; com placa ventral bastante fina e pouco esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,5 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 2,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com um par de escleritos em forma de L, voltados para fora, anteriores ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 4.8–6.0 mm.

Rostro 1.4–1.5 vezes mais longo que o pronoto; 1.2-1.4 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** não medidos. **Pronoto** com largura na base 1.5–1.6 vezes o comprimento; com margens laterais, em vista dorsal, paralelas a subparalelas na base e regularmente convergentes ao ápice. **Prosterno** com comprimento 1.4–1.4 vezes a largura das coxas. **Protarso** com dois tarsômeros proximais tão longos quanto largos; sem cerdas longas. **Escutelo** 0.8–1.1 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.2–1.3 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.6–1.7 vezes a largura; 3–3.2 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e restrita à porção distal do segmento.

DISCUSSÃO

Encontrei exemplares desta espécie identificados como *A. amazonicus* (provavelmente segundo a chave de Vaurie, 1954) e *A. camposi* (espécie bastante semelhante em aparência geral). Vanin (comunicação pessoal) já havia desconfiado de que devia se tratar de uma

espécie distinta, e realizei uma excursão à localidade de Minas Gerais onde já haviam sido coletados exemplares para confirmar se as diferenças morfológicas com *A. camposi* se sobrepunham a uma diferença de hospedeiro. De fato, encontrei essa espécie em uma planta hospedeira diferente, mas somente um indivíduo.

Apesar da semelhança geral, *A. camposi* e *A. sp. nov. 2* não resultaram como espécies-irmãs nas análises realizadas. Na realidade, elas diferem em 14 caracteres discretos (47, 52, 53, 58, 60, 67, 68, 0, 91, 0, 114, 115 e 121), além de vários contínuos. Assim, diversos caracteres não tão óbvios à primeira vista distinguem essa espécie de *A. camposi*. Entre eles, o rostro longo (cerca de 1,5 vezes o comprimento do pronoto); escamas do proepisterno próximas às cavidades coxais mais grossas que as demais e dimorfismo sexual nos protarsos.

DISTRIBUIÇÃO

Em cerrados e campos rupestres em Goiás, oeste da Bahia e Minas Gerais (Fig. 2.253).

PLANTA HOSPEDEIRA

Syagrus glaucescens Glaz. Ex Becc.

Vanin havia coletado esta espécie em uma palmeira não identificada na região da Serra do Cipó e, em nova viagem, coletei uma fêmea sob uma espata de *Syagrus glaucescens* Glaz. Ex Becc. Exsicata identificada por A. C. Marcato depositada no herbário SPF sob número **B. A. S. Medeiros 27**. As populações dessa palmeira da Serra do Cipó são consideradas como uma espécie distinta – *Syagrus duartei* Glassman – por alguns autores (e. g. Lorenzi *et al.*, 2010; Henderson *et al.*, 1995).

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. **Bahia:** Barreiras (1♂ DZUP). **Goiás:** Cabeceiras (1♀ MZSP).

Minas Gerais: Jaboticatubas (4♂ 6♀ MZSP); Santana do Riacho (1♀ MZSP).

DATAS DE COLETA

Abril, junho e outubro.

Anchylorhynchus sp. nov. 8

Figuras [2.43-2.44](#), [2.104-2.105](#), [2.179](#) e [2.213](#).

DESCRIÇÃO

MACHOS – Tamanho (comp. élitros + pronoto) 5.3–5.9 mm.

CABEÇA. Rostro 1.5–1.6 vezes mais longo que o pronoto; 1.3–1.4 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento castanho a preto; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes finas ou setiformes na base a setiformes no ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.4–1.5 vezes mais altos do que largos; 0.7 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento castanho, mais claro que o do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, claramente não atingindo os olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo mais longo que o primeiro, cerca de 1,5 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo tão longo quanto largo, aproximadamente tão largo quanto a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa levemente sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice bastante agudo, não

formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe aproximadamente tão longo quanto largo, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial ultrapassando o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral alongada, com base da porção dorsal formando um ângulo obtuso; com primeiro palpômero com três cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 1,5 vezes mais largo do que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, lobado na região látero-apical, com duas faixas oblíquas de cerdas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento de cerca da metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente metade da largura do palpômero I; com palpômero I aproximadamente tão longo quanto largo; com palpômero II aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III com duas cerdas laterais.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.7 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, regularmente convergentes desde a base, com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao centro ou à base na metade basal. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais ligeiramente mais largos do que longos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos e

também por pelos mais longos e esparsos. **Escutelo** 0.8–0.9 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor ou ligeiramente mais escuro que os élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.4–1.5 vezes mais largos que o pronoto; 1.4–1.5 vezes mais longos do que largos; 3.5–3.6 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, formando um ângulo bem marcado; com margens laterais mais largas da região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas distintamente mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura densa, cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante às do pronoto, com ápice truncado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento 1.1–1.2 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas amplamente sobrepostas, de tamanho similar às do pronoto, com ápice acuminado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior. **Metasterno** com concavidade central bem marcada; centro da concavidade coberto com cerdas bastante curtas.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com cerdas prostradas. **Edeago** menos de 2 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 5 vezes mais longo do que alto; não alargado na região da abertura; com ápice constricto; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,4 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 4 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com um par de escleritos em forma de L, voltados para fora, anteriores ao

esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – Tamanho 4.7–5.7 mm.

Rostro 1.6–1.7 vezes mais longo que o pronoto; 1.2–1.4 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.4 vezes mais altos do que largos; 0.7 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.7–1.8 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 1.1–1.1 vezes a largura das coxas. **Protarso** com dois tarsômeros proximais tão longos quanto largos; sem cerdas longas. **Escutelo** 0.8–1.0 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.5–1.6 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.4 vezes a largura; 3.8–3.9 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III–V** com escamas finas prostradas. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e restrita à porção distal do segmento.

DISCUSSÃO

Em aparência geral, essa espécie se assemelha a *A. amazonicus*. Ela é, contudo, mais aparentada ao clado O. Entre os caracteres que sustentam essa relação (todos homoplásticos), estão as escamas do pronoto voltadas para o centro, os élitros em média mais alargados com relação ao pronoto, a região molar da mandíbula sem concavidade e as margens dos élitros alargadas na região mediana.

Ela se distingue das espécies do clado O pelas escamas do pronoto voltadas ao centro ao à base na linha mediana, e não ao centro ou ao ápice, e pelo terceiro antenômero do funículo claramente mais curto que o segundo. Adicionalmente, as margens do pronoto convergentes desde a base e o escapo não atingindo os olhos podem distingui-la das demais espécies do gênero.

DISTRIBUIÇÃO

A espécie é conhecida somente da localidade-tipo, na Colômbia (Figura 2.249).

PLANTA HOSPEDEIRA

Syagrus orinocensis (Spruce) Burret.

Informações obtidas do coletor (L. A. Nuñez-Avellaneda), que estuda a polinização da palmeira.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

COLÔMBIA. **Casanare:** Monterrey, Vereda Tigrana (6♂ 5♀ MZSP).

DATAS DE COLETA

15 de Agosto de 2008.

Anchylorhynchus sp. nov. 3

Figuras 2.61, 2.106-2.107, 2.148-2.149, 2.180 e 2.214.

DESCRIÇÃO

MACHOS – Tamanho (comp. élitros + pronoto) 5.2–7.2 mm.

CABEÇA. Rostro 1.7–2.0 vezes mais longo que o pronoto; 1.5–1.7 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento avermelhado a castanho escuro; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes finas ou setiformes na base a setiformes no ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.3–1.5 vezes mais altos do que largos; 0.8–0.8 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento castanho, igual ou mais claro que o do rostro;

inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, claramente não atingindo os olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo mais longo que o primeiro, aproximadamente tão longo quanto o terceiro; com sexto antenômero do funículo mais longo do que largo, aproximadamente tão longo quanto a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os dois últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice bastante agudo, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe moderadamente alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial atingindo aproximadamente o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral alongada, com base da porção dorsal formando um ângulo obtuso; com primeiro palpômero com três cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 1,5 vezes mais largo do que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, lobado na região látero-apical, com duas faixas oblíquas de cerdas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento de cerca da metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente a largura do palpômero I; com palpômero I aproximadamente tão longo quanto largo; com palpômero II aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III com duas cerdas laterais.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.8 vezes o comprimento; com margem posterior não lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, regularmente convergentes desde a base, sem

constricção apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao centro ou ao ápice. **Profêmur** aproximadamente 4 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protúbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I mais longo que o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais, em especial o segundo, extremamente expandidos lateralmente; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos e também por pelos mais longos e esparsos. **Escutelo** 0.7–0.8 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor ou ligeiramente mais escuro que os élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.3–1.7 vezes mais largos que o pronoto; 1.3–1.4 vezes mais longos do que largos; 3.1–3.8 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais mais largas da região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas distintamente mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura esparsa, não cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante ou mais finas que as do pronoto, com ápice truncado ou acuminado; com escamas próximas das cavidades coxais semelhantes às demais. **Prosterno** com comprimento 1.0–1.3 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas sem ou com pouca sobreposição, mais finas que as do pronoto, com ápice acuminado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior.

Metasterno sem concavidade; centro da concavidade coberto com cerdas bastante curtas.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com escamas finas. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 6 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constrito; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,4 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 2,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com dois pares de escleritos subesféricos anteriores ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 5.1–6.8 mm.

Rostro 1.8–1.9 vezes mais longo que o pronoto; 1.4–1.7 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.5–1.5 vezes mais altos do que largos; 1.0–1.1 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.7–1.7 vezes o comprimento; com margens laterais, em vista dorsal, em geral mais paralelas que as dos machos e formando uma leve constrição no ápice. **Prosterno** com comprimento 1.1–1.2 vezes a largura das coxas. **Protarso** com dois tarsômeros proximais mais longos do que largos (Figs. 129, 130); sem cerdas longas. **Escutelo** 1.0–1.1 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.5–1.6 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.4–1.5 vezes a largura; 3.7–4 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e restrita à porção distal do segmento.

DISCUSSÃO

Essa espécie ocupa uma posição basal no clado O, compartilhando com as outras duas espécies do grupo o par de escleritos subesféricos no endofalo e os três primeiros antenômeros do funículo alongados e

aproximadamente com o mesmo tamanho. Ela possui como autapomorfia os tarsos extremamente alargados dos machos.

As fêmeas desta espécie são muito parecidas com as de *A. trapezicollis*, e encontrei dois espécimes no MZSP identificados como sendo a última espécie. As fêmeas de *A. sp. nov. 3* se distinguem, contudo, pelo escapo não atingindo os olhos, escamas próximas às cavidades coxais não alargadas e profêmur, em vista lateral, cerca de 4 vezes mais longo do que largo.

DISTRIBUIÇÃO

Campos rupestres da região de Diamantina, Minas Gerais (Fig. 2.250).

PLANTA HOSPEDEIRA

Syagrus glaucescens Glaziou ex Becc.

Essa informação consta nos rótulos dos dois espécimes previamente depositados no MZSP, coletados por A. C. Marcato. Eu coletei os demais espécimes na mesma palmeira mesma localidade (Diamantina – MG). Em ambos os casos, a palmeira foi identificada por A. C. Marcato, e a exsicata que preparei está depositada no herbário SPF sob número **B. A. S. Medeiros 22**.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. **Minas Gerais:** Diamantina (4♂ 6♀ MZSP).

DATAS DE COLETA

1 de março e 16 de abril.

Anchylorhynchus trapezicollis Hustache, 1940

Figs. 2.60, 2.66, 2.73, 2.82, 2.108-2.109, 2.146-2.147, 2.181 e 2.215.

Ancylorrhynchus trapezicollis Hustache, 1940:210 (descrição); Bondar,

1940a:79 (redescricao e biologia); Bondar, 1940b:855 (biologia); Bondar, 1941b:295, Fig. 12 (biologia); Bondar, 1943b:362 (revisão). Holótipo: Macho, Bahia, Brasil, 1937, Bondar. Depositado no MNHN, examinado por fotografia.

Anchylorhynchus trapezicollis; Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:17 (revisão); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.); Franz, 2006:224 (filogenia).

Ancylorrhynchus bleyi Bondar, 1941a:465, Figs. 23-27 (descrição); Bondar, 1943b:362 (revisão) **[sinonimizado por Vaurie, 1954:17]**. Lectótipo: Macho, Espírito Santo, Vitória, VI/1926, Bondar, em *Cocos picrophylla*. Depositado no AMNH, examinado.

Anchylorhynchus bleyi; Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:17 (revisão, designação de lectótipo); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.)

Ancylorrhynchus botryophorae Bondar, 1941b:295, Fig. 13 (descrição); Bondar, 1943b:362 (revisão) **[sinonimizado por Vaurie, 1954:17]**. Lectótipo: Fêmea, Bahia, Bondar, em *Cocos botryophora*. Depositado no AMNH, examinado.

Anchylorhynchus botryophorae; Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:17 (revisão, designação de lectótipo); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.)

REDESCRIPÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 4.5–6.7 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.7–1.9 vezes mais longo que o pronoto; 1.3–1.4 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento amarelado a castanho escuro; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre

as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes finas ou setiformes na base a setiformes no ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.3–1.4 vezes mais altos do que largos; 0.8–1.0 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento castanho, igual ou mais claro que o do rosto; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo mais longo que o primeiro, aproximadamente tão longo quanto o terceiro; com sexto antenômero do funículo mais longo do que largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os dois últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice um tanto obtuso, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe moderadamente alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial atingindo aproximadamente o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral alongada, com base da porção dorsal formando um ângulo obtuso; com primeiro palpômero com três cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero; com segundo palpômero distintamente mais longo que o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 2 vezes mais largo que longo, com margens laterais divergentes na região mediana, lobado na região látero-apical, com duas faixas oblíquas de cerdas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento de cerca da metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente a largura do palpômero I; com palpômero I aproximadamente tão longo quanto largo; com palpômero II

aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III com duas cerdas laterais.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.9 vezes o comprimento; com margem posterior não lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, regularmente convergentes desde a base, sem constrição apical ou com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao centro ou ao ápice. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 3 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I mais longo que o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais aproximadamente tão longos quanto largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos e também por pelos mais longos e esparsos. **Escutelo** 0.5–0.8 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor ou ligeiramente mais escuro que os élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.5–1.7 vezes mais largos que o pronoto; 1.3–1.5 vezes mais longos do que largos; 3.5–4.0 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais mais largas da região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave a um pouco marcada no intervalo IX, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas distintamente mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura esparsa, não cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante ou mais finas que as do pronoto, com ápice truncado ou acuminado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que

as demais. **Prosterno** com comprimento 1.0–1.0 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas sem ou com pouca sobreposição, mais finas que as do pronoto, com ápice acuminado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior. **Metasterno** com concavidade central bem marcada; centro da concavidade coberto com pelos.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com cerdas eretas. **Edeago** cerca de 3 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 7 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constrito; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,3 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 2 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com dois pares de escleritos subesféricos anteriores ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 5.3–6.2 mm.

Rostro 1.6–1.9 vezes mais longo que o pronoto; 1.3-1.6 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.4–1.4 vezes mais altos do que largos; 0.8–1.5 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.8 vezes o comprimento; com margens laterais, em vista dorsal, em geral mais paralelas que as dos machos e formando uma leve constrição no ápice. **Prosterno** com comprimento 1–1.1 vezes a largura das coxas. **Protarso** com dois tarsômeros proximais mais longos do que largos (Figs. 129, 130); sem cerdas longas. **Escutelo** 0.7–0.9 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.6–1.7 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.3–1.5 vezes a largura; 3.6–4.2 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III-V** com cerdas prostradas. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

Assim como as demais espécies do clado O, *A. trapezicollis* possui os três primeiros antenômeros do funículo alongados e aproximadamente com o mesmo tamanho. Ela pode ser diferenciada das demais espécies pelos élitros bastante alargados no meio, o escapo atingindo os olhos, o pronoto cônico e os tarsos dos machos somente um pouco alargados.

Analisei os tipos de *A. bleyi* e *A. botryophorae*, e constatei que as diagnoses fornecidas por Bondar (1941a, 1941b) não são informativas para diferenciar essas espécies, como já apontado por Vaurie (1954). Ela já havia notado também que os exemplares dessas duas espécies são bastante grandes, um pouco maiores do que os maiores espécimes de *A. trapezicollis*.

A. botryophorae, além do tamanho maior, possui olhos cerca de 1,5 vezes mais separados acima do que abaixo (medido em um paralectótipo); em contraste ao observado nos demais espécimes, pouco menos de 1. Essa característica não pôde ser observada nos parátipos de *A. bleyi*, pelo modo como estão montados.

Como a amostragem dos dois sinônimos é muito reduzida e a maior diferença encontrada se resume a uma característica métrica cuja variação é desconhecida dentro de cada uma das populações, optei por manter as sinonímias. É importante notar, contudo, que tal posição dos olhos é incomum dentro do gênero.

Hustache (1940) descreveu essa espécie com base em seis espécimes e não indicou no seu trabalho qual deles seria o holótipo. Vaurie (1954) não analisou o material e, portanto, também não fornece a informação. Eu recebi fotos de dois espécimes na coleção do MNHN, um exemplar rotulado como macho e “Type”, e outro como fêmea e “Paratype”. A posição de montagem dos espécimes não permite verificar

o abdômen, e tampouco o tarso do primeiro espécime. O tarso do segundo, contudo, parece possuir uma franja de cerdas longas. Considerando que Hustache (1940) acreditava que essa característica fosse exclusivamente feminina, é bastante provável que a identificação do sexo dos espécimes esteja incorreta. Assim, indico aqui o sexo do holótipo de acordo com seu rótulo, mas uma análise futura pode demonstrar que a atribuição esteja incorreta.

DISTRIBUIÇÃO

Caatinga e florestas da Bahia ao Espírito Santo (Fig. 2.251).

Há 10 exemplares coletados por Bondar e depositados na coleção do MLPA e do MACN rotulados como sendo de São Paulo. Além de Bondar nunca haver relatado uma coleta dessa espécie em São Paulo, há outros espécimes com rótulos incorretos coletados por ele. Os paralectótipos de *A. bleyi* no MNRJ, por exemplo estão rotulados como sendo da Bahia, quando foram coletados no Espírito Santo. Por isso, considero que a localidade de São Paulo é um erro de rotulagem.

Outra localidade considerada incorreta é a do Pará. Há um espécime na coleção do DEI marcado como tipo, que foi enviado a Vaurie (1954) como sítipo de *A. amazonicus*. Esse espécime claramente se trata de um *A. trapezicollis*, e Voss (1943) não relata polimorfismo nos caracteres de *A. amazonicus* em sua descrição. Assim, isso provavelmente se trata de um erro de rotulagem. Considerando que o rótulo da localidade também pode ter sido trocado e que não há outra evidência de que a distribuição de *A. trapezicollis* se estenda até o Pará, descarto também esse registro no mapa de distribuição.

PLANTA HOSPEDEIRA

Syagrus coronata (Mart.) Becc., *S. botryophora* (Mart.) Becc., *S. picrophylla* Barb. Rodr. e *Cocos nucifera* Mart.

Bondar (1940b) relatou haver coletado essa espécie em *Cocos coronata* Mart. (sinônimo de *Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em grandes quantidades e também que os insetos se alimentavam do pólen dessa planta (Bondar, 1940a). Mais tarde, ele acrescentou que os mesmos besouros também foram coletados ocasionalmente em *Cocos nucifera* (Bondar, 1941a).

A série-tipo de *A. botryophorae* foi coletada em *Cocos botryophora* Mart. (Bondar, 1941b), e a série-tipo de *A. bleyi* em *Cocos picrophylla* Barb. Rodr. (Bondar, 1941a). Ambas as espécies foram transferidas posteriormente para o gênero *Syagrus*.

Eu coletei esses besouros em Andaraí (Bahia) e Montezuma (Minas Gerais) em flores de uma palmeira chamada popularmente de licuri, que identifiquei como *Syagrus coronata* (Mart.) Becc. Infelizmente, devido ao tamanho da palmeira, não foi possível prensá-la em campo para posterior identificação por um especialista.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. Bahia: Andaraí (8♂ 11♀ MZSP); Bonfim (4♂ 1♂ MZSP); Feira de Santana (1♂ 1♀ MZSP); Maracás (7♂ 9♀ DZUP); Salvador (9♂ 6♀ MZSP); Salvador, Pituba (6♂ 8♀ MZSP); Santa Inês [antiga Santa Ignez] (6♂ 7♀ AMNH); sem localidade precisa (lectótipo ♀ de *A. botryophorae* AMNH, 1 ♀ paralectótipo de *A. botryophorae* AMNH, 1 ♀ paralectótipo de *A. botryophorae* MNRJ, 1♂ 1♀ paralectótipos de *A. bleyi* MNRJ, 7♀ 14♀ MNRJ, 3♂ 2♀ MZSP). **Espírito Santo:** (lectótipo ♂ de *A. bleyi* AMNH, 6♂ 5♀ paralectótipos de *A. bleyi* AMNH). **Minas Gerais:** Montezuma (1♂ 2♀ MZSP).

SEM LOCALIDADE. (2♂ 4♀ MLPA, 2♂ 2♀ MNRJ).

LOCALIDADES DUVIDOSAS. **São Paulo:** sem localidade precisa (1♂ 1♀ MACN, 6♂ 3♀ MLPA). **Pará:** sem localidade precisa (1♀ DEI).

DATAS DE COLETA

Fevereiro, abril a junho, setembro e novembro.

Anchylorhynchus sp. nov. 6

Figs. 2.110-2.111, 2.182 e 2.216.

DESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 7.5 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.6 vezes mais longo que o pronoto; 1.4 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento avermelhado a castanho escuro; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes finas ou setiformes na base a setiformes no ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.4 vezes mais altos do que largos; 0.9 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento castanho, igual ou mais claro que o do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo mais longo que o primeiro, aproximadamente tão longo quanto o terceiro; com sexto antenômero do funículo mais longo do que largo, aproximadamente tão largo quanto a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os dois últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula**

esquerda com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice bastante agudo, formando uma curva aprubta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe moderadamente alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial ultrapassando o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral alongada, com base da porção dorsal formando um ângulo obtuso; com primeiro palpômero com três cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero; com segundo palpômero distintamente mais longo que o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 2 vezes mais largo que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, lobado na região látero-apical, com duas faixas oblíquas de cerdas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento de cerca da metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente a largura do palpômero I; com palpômero I aproximadamente tão longo quanto largo; com palpômero II mais longo que o palpômero III; com palpômero III com duas cerdas laterais.

TÓRAX. Pronoto com largura na base 1.5 vezes o comprimento; com margem posterior não lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, paralelas na base e regularmente curvadas ao ápice, sem constrição apical ou com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao centro ou ao ápice. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I mais longo que o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais aproximadamente tão longos quanto

largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos e também por pelos mais longos e esparsos. **Escutelo** 0.8 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor ou ligeiramente mais escuro que os élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.5 vezes mais largos que o pronoto; 1.6 vezes mais longos do que largos; 3.4 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, formando um ângulo bem marcado; com margens laterais mais largas da região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas distintamente mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura esparsa, não cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante às do pronoto, com ápice truncado ou acuminado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento 1.0 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas amplamente sobrepostas, mais finas que as do pronoto, com ápice acuminado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior. **Metasterno** com concavidade central bem marcada; centro da concavidade coberto com pelos.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com cerdas eretas. **Edeago** cerca de 3 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 8 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constrito; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,3 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 1,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com dois pares de

escleritos subesféricos anteriores ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – Tamanho 6.4–7.0 mm.

Rostro 1.4–1.6 vezes mais longo que o pronoto; 1.4-1.6 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.4 vezes mais altos do que largos; 1.0 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.5–1.5 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 0.9–1 vezes a largura das coxas. **Protarso** sem cerdas longas. **Escutelo** 0.7–0.9 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.5–1.6 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.5–1.7 vezes a largura; 3.6–3.8 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III-V** com cerdas prostradas. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

Os espécimes aqui analisados estavam identificados na coleção do MZSP como *A. trapezicollis*, pois as duas espécies são muito semelhantes. De fato, constituem grupos-irmãos, e todos os caracteres que distinguem as duas são homoplásticos no gênero. Entre os caracteres que unem esse grupo estão o escapo antenal atingindo os olhos, o palpômero maxilar II mais longo que o palpômero I, e os ventritos do macho cobertos com cerdas eretas.

Apesar das semelhanças, a localidade discrepante dos exemplares da espécie nova, distante dos pontos de coleta de *A. trapezicollis*, e o tamanho no limite superior da distribuição dos demais espécimes me chamaram atenção, e resolvi investigá-los melhor.

Além do tamanho, a nova espécie se distingue de *A. trapezicollis* pelo pronoto com margens paralelas na base, pelo rostro mais curto, 1,4-1,6 vezes o comprimento do pronoto, e pelo prosterno com escamas

sobrepostas. A genitália masculina se distingue da de *A. trapezicollis*, entre outras coisas, por possuir um ápice contrito e muito agudo e pela relação entre o comprimento do edeago e do apódema (apódema 1,5 vezes mais longo em *A. sp. nov.* 6 e 2 vezes mais longo em *A. trapezicollis*).

DISTRIBUIÇÃO

Cerrado no Estado de Goiás (Fig. 2.251).

PLANTA HOSPEDEIRA

Desconhecida.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. **Goiás:** Jataí, Fazenda Nova Orlândia (1♂ 2♀ MZSP); Trindade (1♀ MZSP).

DATAS DE COLETA

1 e 5 de janeiro.

Anchylorhynchus minimus Bondar, 1950

Figuras 2.59, 2.68, 2.75, 2.83, 2.112-2.113, 2.141, 2.183 e 2.217.

Ancylorrhynchus minimus Bondar, 1950:466, Fig. 8 (descrição).
Lectótipo: Fêmea, Corupá, Santa Catarina, Maller. Depositado no AMNH, examinado.

Anchylorhynchus minimus; Vaurie, 1954:20 (revisão); Viana, 1975:19, Figs. 15 e 16 (revisão); Wibmer & O'Brien, 1986:196 (cat.).

REDESCRIPÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 2.3–3.8 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.7–1.9 vezes mais longo que o pronoto; 1.3–1.7 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento amarelado

a castanho escuro; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.2–1.3 vezes mais altos do que largos; 0.7–0.9 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento de coloração semelhante à do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo cerca de 1,5 vezes mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo mais longo que o primeiro, cerca de 2 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo tão longo quanto largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa levemente sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice truncado, formando uma curva aprubta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe moderadamente alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial atingindo aproximadamente o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral aproximadamente tão longa quanto larga, com base da porção dorsal formando um ângulo agudo; com primeiro palpômero sem cerdas apicais; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento quase tão longo quanto largo, com margens laterais paralelas na região mediana, formando um ângulo reto na região látero-apical, com uma faixa central longitudinal de cerdas longas na região dorsal; com lígula presente, mas pouco evidente; com palpos

separados por menos da metade da largura do palpômero I; com palpômero I transversal; com palpômero II aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III com uma cerda lateral.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.7–1.9 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, subparalelas na base e regularmente curvadas ao ápice, com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao ápice. **Profêmur** aproximadamente 3,5 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 3 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais aproximadamente tão longos quanto largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 0.5–0.8 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor que o dos élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.5–2.0 vezes mais largos que o pronoto; 1.1–1.6 vezes mais longos do que largos; 4.3–4.6 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais mais largas da região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas distintamente mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura esparsa, não cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante ou mais finas que as do pronoto, com ápice truncado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento

0.8–1.1 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas sem ou com pouca sobreposição, mais finas que as do pronoto, com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior. **Metasterno** sem concavidade; centro da concavidade coberto com pelos.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com cerdas prostradas. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 5 vezes mais longo do que alto; não alargado na região da abertura; com ápice constricto; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,3 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 1,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com dois pares de bolsas membranosas contendo microtríquias divergindo próximo ao esclerito basal e com uma área membranosa pouco esclerotizada anterior e ventral ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 2.7–3.7 mm.

Rostro 1.8–2.0 vezes mais longo que o pronoto; 1.4–1.5 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.3–1.6 vezes mais altos do que largos; 0.7–0.7 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.8–1.9 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 1–1.1 vezes a largura das coxas. **Escutelo** 0.6–0.8 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.6–1.9 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.4–1.6 vezes a largura; 4.4–4.9 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

Essa espécie é ocupa uma posição basal no clado B, que possui como sinapomorfias o palpígero com base formando uma ângulo agudo em vista dorsal, o pré-mento com uma faixa de cerdas longitudinal e as escamas do prosterno com ápice truncado (com reversões em *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus* e em *A. bucki* e uma mudança para cerdas setiformes em *A. variabilis*).

Ela pode ser diferenciada das demais espécies pelo tamanho muito reduzido (menor que 4 mm pronoto + élitro); o pronoto bastante transversal (cerca de 2 vezes mais largo do que longo) com escamas voltadas para o ápice e o rostro cerca de 2 vezes mais longo do que o pronoto. A mandíbula com dente externo truncado e a maxila sem cerdas apicais no palpômero I são autapomorfias da espécie.

DISTRIBUIÇÃO

Florestas e campos do nordeste da Argentina ao Rio de Janeiro (Fig. 2.249).

PLANTA HOSPEDEIRA

Possivelmente, *Euterpe edulis* Mart. e alguma palmeira de pequeno porte.

Bondar (1950) afirma que o coletor (A. Maller) lhe informou que o hospedeiro é um “palmito rasteiro do campo”. Viana (1975) afirma que os exemplares de Misiones foram encontrados em flores de “palmito (*Euterpe edulis*)”. Nessa notação, não fica claro se a palmeira foi identificada por algum botânico e também foi fornecido seu nome popular, ou se a espécie foi deduzida pelo nome popular. “Palmito”, de fato, pode se referir a *Euterpe edulis* Mart., mas também pode se referir genericamente a qualquer palmeira.

Eu procurei *Anchylorhynchus* em flores de *Euterpe edulis* Mart. cultivados em Cotia e Sorocaba (São Paulo) e também em plantas crescendo naturalmente em mata em Florianópolis-SC. Não encontrei os gorgulhos em nenhuma dessas ocasiões. Por conta disso, coloco em dúvida a informação contida em Viana (1975) e considero o hospedeiro de *A. minimus* uma palmeira ainda não identificada.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

ARGENTINA. **Misiones:** San Antonio, Dep. Frontera (27♂ 30♀ 70 sexo indet. MACN); Santa Maria, Dep. Concepción (2♂ 2♀ MACN)

BRASIL. **Rio de Janeiro:** Rio de Janeiro, Corcovado (1♂ 1♀); Rio de Janeiro, Floresta da Tijuca (2♂ MZSP). **Santa Catarina:** Corupá (lectótipo ♀ AMNH, 2 ♂ MNRJ)

SEM LOCALIDADE (1 sexo indet. MACN)

DATAS DE COLETA

Outubro a janeiro.

Anchylorhynchus parvus Fahraeus, 1843

Anchylorhynchus parvus Fahraeus in Schoenherr, 1843:335 (descrição); Lacordaire, 1863:520; Sherborn, 1929:4758 (cat.); Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:14 (revisão); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.). Holótipo: Macho, Brasil. Depositado no NHRS, não examinado.

Ancylorrhynchus parvus; Gemminger & Harold, 1871:2545; Voss, 1943:63 (revisão); Bondar, 1943b: 361 (revisão).

REDESCRIÇÃO (REPRODUZIDA DE VAURIE, 1954)

Uniformemente amarelado claro no dorso e no ventre. Rostro avermelhado; pronoto quase tão largo quanto os élitros; segundo antenômero do funículo um pouco mais longo do que o primeiro e duas

vezes mais longo do que o terceiro. Forma estreita, lados mais ou menos paralelos.

Rostro avermelhado, com sete carenas, incluindo uma carena a cada lado sobre o escrobo, cerca de 1,3 vezes mais longo do que o pronoto; escapo antenal atingindo o olho; funículo com o primeiro e o segundo antenômeros mais longos que os demais, o primeiro um pouco mais largo, o terceiro apenas metade do comprimento do segundo, o quarto e o quinto com metade do comprimento do terceiro, o sexto um pouco mais longo do que o quinto; clava um pouco mais longa do que os últimos três antenômeros do funículo juntos, e três vezes mais larga; cabeça com escamas amarelas, a maioria arrancadas. Pronoto cerca de 1,3 vezes mais largo na base do que longo, os lados quase paralelos até o meio, e então arqueados e convergentes ao ápice, onde há uma leve constrição, com escamas amarelo-claro densas, porém não-sobrepostas, e direcionadas para o ápice ao longo da linha mediana. Élitros (apenas um presente) cerca de três vezes mais longos do que o pronoto, na base apenas um pouco mais largos do que o pronoto na base, élitro com a lateral aparentemente quase paralela, coberto com escamas amarelo-claro incluindo a epipleura; pontuações das estrias distintamente evidentes (escamas arrancadas). Abaixo, margem pronotal obtusa até o ápice, as escamas brancas esparsas em todas as áreas ventrais e nas pernas, com a coloração avermelhada do tegumento aparente; cavidade ventral distinta no macho. Comprimento, cerca de 4 mm (o protórax está dobrado).

DISCUSSÃO

Não analisei esta espécie, mas as escamas do pronoto voltadas para frente e a clava antenal três vezes mais larga do que o funículo a diferenciam das demais espécies descritas e também das novas. Quando incluída na análise filogenética, resulta como grupo-irmão do clado C.

DISTRIBUIÇÃO

Brasil, localidade desconhecida.

PLANTA HOSPEDEIRA

Desconhecida.

Anchylorhynchus tricarinatus Vaurie, 1954

Figs. 2.47, 2.67, 2.74, 2.84, 2.116-2.117, 2.142, 2.185 e 2.219.

Anchylorhynchus tricarinatus Vaurie, 1954:21 (descrição); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.); Franz, 2006:224 (filogenia). Holótipo: Macho, Colômbia, Meta, Rio Guayuriba, XII/1946, L. Richter. Depositado no AMNH, examinado.

REDESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 5.7–6.1 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.4–1.6 vezes mais longo que o pronoto; 1.5–1.6 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento amarelado a castanho escuro; com três carenas longitudinais, bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com cerdas grossas, semelhantes àquelas entre as carenas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes densas e somente um pouco mais finas em direção ao ápice, direcionadas à base do rostro. **Olhos** 1.5 vezes mais altos do que largos; 0.8–0.8 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento de coloração semelhante à do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo

mais longo que o primeiro, cerca de 2 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo mais longo do que largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa não-sinuosa; com uma cerda grande e duas pequenas dorsais; com dente externo com ápice bastante agudo, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe aproximadamente tão longo quanto largo, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial não atingindo o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral aproximadamente tão longa quanto larga, com base da porção dorsal formando um ângulo agudo; com primeiro palpômero com duas cerdas apicais, mais curtas do que a largura do palpômero; com segundo palpômero mais curto que o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 1,5 vezes mais largo do que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, formando um ângulo reto na região látero-apical, com duas faixas oblíquas de cerdas na região dorsal e com uma faixa central longitudinal de cerdas longas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento de cerca da metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente a largura do palpômero I; com palpômero I mais longo do que largo; com palpômero II aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III com duas cerdas laterais.

TÓRAX. Pronoto com largura na base 1.8–1.9 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, fortemente convergentes desde a base e com inflexão moderada na região mediana, sem constrição apical ou com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme,

amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao ápice. **Profêmur** aproximadamente 3,5 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais mais longos do que largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 1.3–1.4 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor que o dos élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.3–1.4 vezes mais largos que o pronoto; 1.7–1.8 vezes mais longos do que largos; 4.3–4.3 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais aproximadamente paralelas, pouco se alargando até a região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas de cor similar ou somente um pouco mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura muito densa, escamas bastante sobrepostas; com escamas mais grossas e maiores do que as do pronoto, com ápice truncado ou acuminado; com escamas próximas das cavidades coxais semelhantes às demais. **Prosterno** com comprimento 0.8–1.0 vezes a largura das coxas; com lobos oculares distintos, sendo a margem apical lateral do protórax claramente sinuosa; coberto por escamas amplamente sobrepostas, mais grossas que o pronoto, com ápice acuminado. **Metepisterno** com escamas sobrepostas em toda a extensão. **Metasterno** com concavidade central pouco marcada; centro da concavidade coberto com pelos.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com escamas finas. **Edeago** cerca de 3 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 7

vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constrito; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,3 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 1,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com um par de bolsas membranosas contendo microtríquias divergindo próximo ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical dispostas em um feixe transversal bilobado, aparentemente resultante do dobramento das membranas da região.

FÊMEAS – Tamanho 5.7–6.7 mm.

Rostro 1.4–1.5 vezes mais longo que o pronoto; 1.5-1.6 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.6 vezes mais altos do que largos; 0.8 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.8–1.8 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 0.9 vezes a largura das coxas. **Escutelo** 1.4–1.4 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.5–1.5 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.6–1.7 vezes a largura; 4.4–4.4 vezes mais longos que o pronoto. **Metasterno** coberto com escamas. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

Essa espécie é irmã de *A. bicarinatus*, sendo essa relação suportada, entre outros caracteres, pela redução no número de carenas, pelas escamas mais grossas no prosterno do que no pronoto, pelas escamas do rostro direcionadas para a base e pela presença de lobos oculares.

Adicionalmente, as três carenas presentes no rostro, bem delimitadas até a base, o pronoto bastante cônico e transversal com base bastante bissinuosa e os élitros bastante alongados, 4,3-4,4 vezes mais longos do que o pronoto, distinguem essa espécie de todas as demais.

DISTRIBUIÇÃO

Florestas no oeste da Amazônia (Fig. 2.253).

PLANTA HOSPEDEIRA

Oenocarpus bataua Mart.

Os rótulos dos exemplares de Manaus (H. Küchmeister col.) e de Monterrey (Nuñez-Avellaneda col.) indicam essa espécie hospedeira. Em ambos os casos, os gorgulhos foram coletados para estudo de polinização da palmeira.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. **Amazonas:** Manaus, Reserva Ducke (1♂ 1♀ MZSP).

COLÔMBIA. **Casanare:** Monterrey, Vereda Tigrana (7♂ 5♀ MZSP).

Meta: Caño Grande, near Villavicencio (1♂ 1♀ AMNH); Rio Guayuriba (holótipo ♂ AMNH, alótipo ♀ AMNH, 6♂ 4♀ parátipos AMNH, 1♀ parátipo DEI).

DATAS DE COLETA

Março, abril, julho, outubro e dezembro.

Anchylorhynchus bicarinatus O'Brien, 1981

Figs. 2.48-2.49, 2.114-2.115, 2.150, 2.155, 2.166-2.167. 2.184, 2.218.

Anchylorhynchus bicarinatus O'Brien, 1981:501, Figs. 1-5 (descrição); O'Brien & Wibmer 1982:96 (cat.). Holótipo: Macho, Canal Zone, Barro Colorado Island, 30/X/1976, H. Wolda. Depositado na coleção particular de Charles O'Brien, não examinado.

Anchylorhynchus gottsbergerorum Vanin, 1995:878, Figs. 15-20 (descrição) [**sinônimo novo**]. Holótipo: Macho, Manaus, AM, Reserva Ducke, 14/III/1993, Heike Küchmeister, em flores masculinas de

Oenocarpus minor. Depositado na coleção do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, não examinado.

REDESCRIBÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 2.5–4.3 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.2–1.4 vezes mais longo que o pronoto; 1.2–1.4 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento castanho a preto; com duas ou três carenas longitudinais, pouco destacadas; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com cerdas finas e alongadas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes densas e somente um pouco mais finas em direção ao ápice, direcionadas à base do rostro. **Olhos** 1.3–1.4 vezes mais altos do que largos; 0.5–0.8 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento castanho, igual ou mais claro que o do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo cerca de 1,5 vezes mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo mais longo que o primeiro, cerca de 2 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo tão longo quanto largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice bastante agudo, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar bissinuosa. **Maxila esquerda** com estipe aproximadamente tão longo quanto largo, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial atingindo aproximadamente o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral

aproximadamente tão longa quanto larga, com base da porção dorsal formando um ângulo agudo; com primeiro palpômero com duas cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 1,5 vezes mais largo do que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, formando um ângulo reto na região látero-apical, com uma faixa central longitudinal de cerdas curtas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento de cerca da metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente metade da largura do palpômero I; com palpômero I mais longo do que largo; com palpômero II mais longo que o palpômero III; com palpômero III com uma cerda lateral.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.4–1.7 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, paralelas da base à região mediana e então convergentes, sem constrição apical; com tegumento castanho, mais claro que o da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao centro ou à base na metade basal. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais aproximadamente tão longos quanto largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 0.9–1.5 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor que o dos élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.5–1.8 vezes mais largos que o pronoto; 1.4–1.6 vezes mais longos do que largos; 3.5–4.0 vezes

mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais aproximadamente paralelas, pouco se alargando até a região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas de cor similar ou somente um pouco mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura densa, cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante às do pronoto, com ápice truncado ou acuminado; com escamas próximas das cavidades coxais semelhantes às demais. **Prosterno** com comprimento 0.7–0.8 vezes a largura das coxas; com lobos oculares distintos, sendo a margem apical lateral do protórax claramente sinuosa; coberto por escamas amplamente sobrepostas, mais grossas que o pronoto, com ápice acuminado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior. **Metasterno** com concavidade central pouco marcada; centro da concavidade coberto com escamas.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com escamas finas. **Edeago** menos de 2 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 5 vezes mais longo do que alto; não alargado na região da abertura; com ápice constrito; com placa ventral bastante fina e pouco esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,3 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 2 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com uma área membranosa pouco esclerotizada anterior e ventral ao esclerito basal; com uma área pouco esclerotizada longitudinal próxima à borda posterior do edeago; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 2.6–4.3 mm.

Rostro 1.2–1.5 vezes mais longo que o pronoto; 1.3–1.5 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.5–1.5 vezes mais altos do que largos; 0.6–0.6 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.4–1.7 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 0.7–0.8 vezes a largura das coxas. **Escutelo** 1.2–1.5 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.4–1.7 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.5–1.8 vezes a largura; 3.6–4.2 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e restrita à porção distal do segmento.

DISCUSSÃO

A. bicarinatus se diferencia das demais espécies de *Anchylorhynchus* por possuir tamanho reduzido (menor que 5 mm de élitro + pronoto); élitros muito mais largos que o pronoto e duas a três carenas longitudinais no rostro. A redução no número de carenas, juntamente com outras três sinapomorfias não homoplásticas (escamas mais grossas no prosterno do que no pronoto, escamas do rostro direcionadas para a base e presença de lobos oculares) sustentam a relação de grupo-irmão dessa espécie com *A. tricarinatus*.

Vanin (1995) não teve acesso ao tipo de *A. bicarinatus*, do Panamá, e descreveu *A. gottsbergerorum* com base em material do Amazonas (Brasil) e fundamentado na descrição original de O' Brien (1981). As diferenças com relação à primeira seriam o número de carenas no rostro (três, contra duas) e o tegumento do rostro da mesma cor que o restante da cabeça. Os dois caracteres se mostraram variáveis na amostra analisada. A carena central é variavelmente desenvolvida, de modo que a existência de duas ou três carenas completas são os extremos da distribuição. São comuns os espécimes nas quais essa carena só é distinta até a metade do rostro.

DISTRIBUIÇÃO

Florestas na Amazônia e região do canal do Panamá (Fig. 2.252).

PLANTA HOSPEDEIRA

Oenocarpus bacaba Mart. e *Oenocarpus minor* Mart. na região de Manaus. A última espécie na Colômbia e *Oenocarpus distichus* Mart. no Pará.

As informações foram obtidas com base nos rótulos, sendo que os coletores de Manaus e da Colômbia (H. Kückmeister e Nuñez-Avellaneda, respectivamente) estavam realizando estudos de ecologia da polinização das palmeiras.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva Ducke (2♂ 2♀ parátipos *A. gottsbergerorum* MZSP, 5♂ 3♀ MZSP). **Pará:** Caxiuanã – ECFPn (10♂ 10♀ MPEG).

COLÔMBIA. Casanare: Monterrey, Vereda Tigrana (3♂ 7♀ MZSP).

PANAMÁ. Zona do Canal: Ilha Barro Colorado (6♀ parátipos *A. bicarinatus* AMNH, 4♂ 1♀ parátipos *A. bicarinatus* USNM, 1♀ USNM).

PERU. Madre de Dios: Rio Tambopata, ca. Puerto Maldonado (2♂ 2♀ USNM).

DATAS DE COLETA

Março a maio e julho a novembro.

Anchylorhynchus sp. nov. 1

Figuras 2.218-2.219, 2.143, 2.151, 2.186 e 2.220.

DESCRIÇÃO

MACHOS – Tamanho (comp. élitros + pronoto) 5.5 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.3 vezes mais longo que o pronoto; 1.5 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento avermelhado a castanho escuro; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.6 vezes mais altos do que largos; 0.9 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento de coloração semelhante à do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo aproximadamente tão longo quanto o primeiro, cerca de 2 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo tão longo quanto largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo. **Peças bucais** não dissecadas. **Mandíbula esquerda** com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice um tanto obtuso, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 2 vezes mais largo que longo.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.8 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, convergentes desde a base e com inflexão moderada na região mediana, sem constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas de cor uniforme, amareladas; escamas da linha longitudinal central

direcionadas para a base desde a região apical. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente pouco evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais ligeiramente mais largos do que longos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 0.9 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor que o dos élitros; com escamas amareladas. **Élitros** 1.3 vezes mais largos que o pronoto; 1.5 vezes mais longos do que largos; 3.4 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais aproximadamente paralelas, pouco se alargando até a região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura com inflexão suave, coberta com uma faixa de escamas escuras. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas distintamente mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura densa, cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas mais grossas e maiores do que as do pronoto, com ápice truncado; com escamas próximas das cavidades coxais semelhantes às demais. **Prosterno** com comprimento 0.8 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas amplamente sobrepostas, similares a ligeiramente mais grossas que as do pronoto, com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas sobrepostas em toda a extensão. **Metasterno** sem concavidade; centro da concavidade coberto com escamas.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com escamas finas. **Edeago** cerca de 3 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 6

vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice não-constrito; com placa ventral bastante fina e pouco esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,3 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 1,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com um par de escleritos compridos, anteriores ao esclerito basal e com um par de bolsas membranosas contendo microtríquias divergindo próximo ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – Tamanho 5.8–6.0 mm.

Rostro 1.2 vezes mais longo que o pronoto; 1.3 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.7 vezes mais altos do que largos; 1.0 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.7 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 1–1 vezes a largura das coxas. **Escutelo** 1.0–1.0 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.4–1.4 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.4–1.5 vezes a largura; 3.3–3.3 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e restrita à porção distal do segmento.

DISCUSSÃO

Essa espécie ocupa uma posição basal no clado D, que tem como sinapomorfias os protarsômeros proximais das fêmeas mais largos do que longos e a presença de escamas escuras na epipleura. De fato, essa é a única região do corpo de *A. sp. nov. 1* que possui escamas escuras. As escamas voltadas para trás desde próximo ao ápice do pronoto são uma autapomorfia dessa espécie.

Na chave fornecida por Vaurie (1954); essa espécie seria identificada como *A. burmeisteri*. Contudo, além da característica acima, possui um tamanho menor e escamas amareladas na região ventral, o que

claramente a diferenciam desta última. Essa é a primeira espécie de *Anchylorhynchus* descrita da Bolívia.

DISTRIBUIÇÃO

Conhecida somente da localidade-tipo, em Santa Cruz, na Bolívia (Fig. 2.252).

PLANTA HOSPEDEIRA

Possivelmente, alguma espécie de *Syagrus*.

Informação retirada do rótulo dos espécimes.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BOLÍVIA. **Santa Cruz:** La Belgica, Prov. Warnes (1♂ 2♀ UASC).

DATAS DE COLETA

19 de fevereiro.

Anchylorhynchus burmeisteri Faust, 1894

Figuras 2.52, 2.120-2.121, 2.144, 2.159, 2.187, 2.197-2.198, 2.201, 2.221 e 2.222.

Anchylorhynchus burmeisteri Faust, 1894: 152 (descrição); Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:30, Fig. 3F (revisão); Viana, 1975:16, Fig. 11 (revisão); Wibmer & O' Brien, 1986:195 (cat.). Síntipo: Macho, Entre Rios, Collection Bovie thru Buchanan. Depositado no USNM, examinado.

Anchylorhynchus burmeisteri var. *bimaculatus* Faust, 1894: 152 (descrição como variedade); Blackwelder, 1947:827 [sinonimizado por Vaurie, 1954:30].

Ancylorrhynchus burmeisteri; Voss, 1943:63 (revisão); Bondar, 1943b:361 (revisão).

REDESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 7.6–8.6 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.3–1.4 vezes mais longo que o pronoto; 1.2–1.3 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento castanho a preto; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes finas ou setiformes na base a setiformes no ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.3–1.5 vezes mais altos do que largos; 0.9–1.0 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento castanho a preto, igual ou mais claro que o do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à base do rostro, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo aproximadamente tão longo quanto o primeiro, cerca de 1,5 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo tão longo quanto largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os dois últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa bastante sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice um tanto obtuso, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar bissinuosa. **Maxila esquerda** com estipe bastante alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial não atingindo o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral transversal, com base da porção dorsal formando um ângulo agudo; com primeiro palpômero com duas cerdas apicais, mais curtas do

que a largura do palpômero; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 2 vezes mais largo que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, retraído na região látero-apical, com uma faixa central longitudinal de cerdas curtas na região dorsal; com lígula presente, mas pouco evidente; com palpos separados por menos da metade da largura do palpômero I; com palpômero I aproximadamente tão longo quanto largo; com palpômero II aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III com uma cerda lateral.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.7 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, fortemente convergentes desde a base e com inflexão moderada na região mediana, com uma leve constrição apical; com tegumento uniformemente castanho a preto; totalmente coberto por escamas; coberto com escamas amareladas na maior parte de sua extensão e pretas na região lateral-apical; escamas da linha longitudinal central direcionadas para a base desde a região mediana. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margem dorsal menos encurvada do que a ventral; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais ligeiramente mais largos do que longos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 0.7–1.0 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho a preto, em geral mais escuro que o dos élitros; com escamas amareladas nas laterais e marrons a pretas no centro. **Élitros** 1.3–1.5 vezes mais largos que o pronoto; 1.5–1.6 vezes mais longos do que largos; 3.4–3.7 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais aproximadamente paralelas,

pouco se alargando até a região mediana; coberto com escamas amareladas, ou com manchas laterais de escamas escuras contíguas à faixa da epipleura; com epipleura com inflexão suave, coberta com uma faixa de escamas escuras. **Região ventral** com tegumento de cor variável, de castanho a preto; coberta com cerdas pretas no proepisterno e mesepímero e com escamas amareladas, de cor mais clara que as do pronoto, no restante da superfície. **Hipômero** com cobertura esparsa, não cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas mais grossas e maiores do que as do pronoto, com ápice truncado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento 0.8–0.9 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas amplamente sobrepostas, mais finas que as do pronoto, com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas sobrepostas em toda a extensão. **Metasterno** com concavidade central bem marcada; centro da concavidade coberto com escamas.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos por escamas finas prostradas e cerdas eretos. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 5 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constrito; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,4 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 2 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com uma área membranosa pouco esclerotizada anterior e ventral ao esclerito basal e com um par de bolsas membranas contendo microtríquias divergindo próximo ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 8.3–9.3 mm.

Rostro 1.3–1.4 vezes mais longo que o pronoto; 1.2–1.4 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.5–1.5 vezes mais altos do que largos; 0.8–0.9 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.7 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 0.8–0.9 vezes a largura das coxas. **Escutelo** 0.7–0.9 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.4 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.5–1.5 vezes a largura; 3.5–3.6 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III-V** com escamas finas prostradas. **Ventritos III e IV** com margem posterior levemente sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

A presença de escamas pretas e a mandíbula com margem externa bastante sinuosa posicionam essa espécie no clado F. Como autapomorfias, possui as escamas da cabeça voltadas para a base do rostro, o profêmur com margem dorsal pouco arqueada, o escutelo com escamas pretas e amarelas ao mesmo tempo e os ventritos do macho com escamas prostradas e cerdas eretas. Pode-se diagnosticá-la ainda pelas escamas pretas no hipômero e nas laterais do mesosterno e metasterno, as escamas do pronoto voltadas para a base desde a região mediana e o pronoto com margens convergentes e com uma inflexão no meio.

DISTRIBUIÇÃO

Áreas abertas da região da fronteira da Argentina com o Uruguai (Fig. [2.249](#)).

PLANTA HOSPEDEIRA

Butia yatay (Mart.) Becc.

Faust (1894) afirma que as larvas de *A. burmeisteri* se desenvolvem em frutos de uma palmeira argentina, e Viana (1975)

afirma que a palmeira “yatay” (*Butia yatay* (Mart.) Becc.) é a hospedeira. Essa informação provavelmente está baseada nos rótulos de alguns espécimes que examinei na coleção do MACN, estudados também por ele.

Eu coletei os besouros diretamente das inflorescências de *Butia yatay* (Mart.) Becc. na Argentina, próximo ao Parque Nacional El Palmar, criado para a proteção dessa palmeira. A. C. Marcato (comunicação pessoal) confirmou a espécie da palmeira pelas fotos que tirei.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

ARGENTINA. **Corrientes:** sem localidade precisa (1♂ MACN). **Entre Rios:** 1° de Mayo (4 sexo indet. MACN); Concordia (3♂, 3♀ MACN); Villa Elisa (1 sexo indet. MACN); Ubajay, Refúgio de Vida Silvestre la Aurora del Palmar (6♂ 8♀ MZSP); sem localidade precisa (1 ♂sintipo USNM).

URUGUAI. **Paysandú:** Paysandú (9♂ 5♀ MACN).

SEM LOCALIDADE. (2♂ MACN)

DATAS DE COLETA

Dezembro e janeiro.

Anchylorhynchus tremolerasi Hustache, 1937

Figs. 2.54, 2.69, 2.76, 2.85, 2.122-2.123, 2.153, 2.188, 2.200, 2.202, 2.223-2.232.

Ancylorrhynchus tremolerasi Hustache, 1937:9 (descrição); Bondar, 1943b:361 (revisão). Holótipo: Montevideo (Prado); 31/XII/1908, col. A. Hustache, en flores de *Cocos pulposa* B. R. Depositado no MNHN, examinado por foto.

Anchylorhynchus tremolerasi; Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:35 (revisão); Viana, 1975:25, Fig. 1 (revisão); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.)

Ancylorrhynchus pictipennis Hustache, 1937:10 (descrição); Bondar, 1943b:361 (revisão) [**sinônimo novo**]. Holótipo: Montevideo (Prado); 31/XII/1908, col. A. Hustache, en flores de *Cocos pulposa* B. R. Depositado no MNHN, examinado por foto.

Anchylorhynchus pictipennis; Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:36 (revisão); Viana, 1975:24 (Fig. 14) (revisão); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.)

Ancylorrhynchus hatschbachi Bondar, 1943b:363 (descrição) [**sinônimo novo**]. Lectótipo: Macho, Brazil, Curitiba, Paraná, Bondar, em *Cocos eriospatha*. Depositado no AMNH, examinado.

Anchylorhynchus hatschbachi; Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:32, Fig. 3G (revisão, designação de lectótipo); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.)

Ancylorrhynchus erospathae Bondar, 1943b:364 (descrição, lapso) [**sinônimo novo**]. Lectótipo: Macho, Brazil, Curitiba, Paraná, Bondar, em *Cocos eriospatha*. Depositado no AMNH, examinado.

Anchylorhynchus erospathae; Blackwelder, 1947:827 (cat.); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.)

Anchylorhynchus eriospathae; Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:33 (revisão, designação de lectótipo); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.); Franz, 2006:224 (filogenia).

REDESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 4.6–7.8 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.5–1.8 vezes mais longo que o pronoto; 1.1–1.3 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento castanho a preto; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas a pretas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.4–1.7 vezes mais altos do que largos; 0.7–1.0 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento preto ou castanho, igual ou mais escuro que o do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração variando desde totalmente escura a totalmente amarelada. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo aproximadamente tão longo quanto o primeiro, cerca de 1,5 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo tão longo quanto largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa bastante sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice um tanto obtuso, formando uma curva aprubta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe bastante alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial não atingindo o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral transversal, com base da porção dorsal formando um ângulo agudo; com primeiro palpômero com duas cerdas apicais, mais curtas do que a largura do palpômero; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 2 vezes mais largo

que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, retraído na região látero-apical, com uma faixa central longitudinal de cerdas curtas na região dorsal; com lígula presente, mas pouco evidente; com palpos separados por menos da metade da largura do palpômero I; com palpômero I transversal; com palpômero II mais longo que o palpômero III; com palpômero III sem cerdas laterais.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.9 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, subparalelas na base e regularmente curvadas ao ápice, em alguns espécimes com uma inflexão moderada na região mediana, sem constrição apical ou com uma leve constrição apical; com tegumento preto nas áreas de escamas escuras e castanho nas áreas de escamas claras; totalmente coberto por escamas; com diversos padrões de coloração (Figs. [2.223-2.232](#)); escamas da linha longitudinal central direcionadas ao ápice. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais aproximadamente tão longos quanto largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 0.6–0.9 vezes mais longo do que largo; com tegumento preto ou castanho; com escamas amareladas, ou com escamas pretas. **Élitros** 1.2–1.6 vezes mais largos que o pronoto; 1.4–1.9 vezes mais longos do que largos; 3.5–4.2 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais mais largas da região mediana; com diversos padrões de coloração (ver figuras); com epipleura com inflexão suave, coberta com uma faixa de escamas escuras ou coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro.

Região ventral com tegumento de cor variável, de amarelado a preto; coberta com cerdas de cor similar ou somente um pouco mais claras que as do pronoto, ou coberta com cerdas distintamente mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura esparsa, não cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante ou mais finas que as do pronoto, com ápice truncado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento 0.8–1.0 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas amplamente sobrepostas, mais finas que as do pronoto, com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas sobrepostas em toda a extensão. **Metasterno** com concavidade central bem marcada; centro da concavidade coberto com cerdas bastante curtas.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com escamas finas. **Edeago** cerca de 3 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 5 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice não-constrito; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,4 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 1,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com dois pares de bolsas membranosas contendo microtríquias divergindo próximo ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical dispostas em um par de feixes, aparentemente resultantes do dobramento das membranas da região.

FÊMEAS – **Tamanho** 3.6–6.6 mm.

Rostro 1.5–1.7 vezes mais longo que o pronoto; 1.0–1.3 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.3–1.7 vezes mais altos do que largos; 0.8–1.0 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.9 vezes o comprimento. **Hipômero** com escamas mais finas que o pronoto. **Prosterno** com comprimento 0.7–1

vezes a largura das coxas. **Escutelo** 0.7–1.0 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.3–1.8 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.4–1.7 vezes a largura; 3.7–4.9 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior levemente sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

Assim como as demais espécies do clado F, essa possui a margem externa da mandíbula bastante sinuosa. Sua relação de grupo-irmão com *A. sp. nov. 4* + *A. bicolor* é sustentada pelo edeago com ápice não constricto e pelo endofalo com microtríquias mais anteriores organizadas em um par de feixes longitudinais.

O conceito de *A. tremolerasi* apresentado aqui inclui quatro espécies anteriormente diferenciadas por seu padrão de cor. Bondar (1943b) ao descrever *A. eriospathae* e *A. hatschbachi*, já apontava para a possibilidade de que se tratassem da mesma espécie. Contudo, assim como Vaurie (1954); ele manteve ambas como espécies distintas por causa da grande diferença no padrão de coloração – com listras transversais e pontos no pronoto para *A. eriospathae* (Figs. 2.227 e 2.230) e com manchas longitudinais e sem pontos no pronoto para *A. hatschbachi* (Fig. 2.231). Vaurie (1954) e Bondar (1943b) também reconheceram uma variedade de *A. hatschbachi* com os élitros amarelos e pronoto sem pontos escuros (Fig. 2.232). Além dessas, Bondar (1943b) descreveu uma variedade não observada neste trabalho e nem por qualquer outro autor posterior, com élitro com escamas amarelas, exceto por uma larga faixa transversal.

A palmeira na qual eles se criam, *Butia eriospatha* (Mart. ex Drude) Becc., é originalmente endêmica de campos e florestas de altitude da região sul do Brasil, porém é muito utilizada como planta ornamental

na cidade de São Paulo. Assim, pude coletar espécimes das duas espécies no campus da USP. Além de observar besouros de todos os padrões de cor na mesma inflorescência (com exceção do padrão da Fig. 35); encontrei um adicional, que indica que a transição entre os padrões não é tão complexa como imaginava Vaurie (1954). A Fig. 2.231 mostra um exemplar de *A. eriospathae* com as listras amareladas interrompidas justamente nas mesmas posições em que *A. hatschbachi* possui as manchas pretas transversais. Os pontos pretos no pronoto também podem ser variáveis dentro da mesma espécie, como observado em *A. bicolor*. Além da coloração, não há qualquer diferença morfológica qualitativa entre *A. hatschbachi* e *A. eriospathae*, e todos os caracteres quantitativos se sobrepõem. As genitálias masculinas também são idênticas. Considerando toda a evidência disponível, as duas espécies pertencem, na realidade, à mesma linhagem, e são, portanto, sinônimos.

A. tremolerasi e *A. hatschbachi* representam um caso semelhante. São sempre coletados em conjunto na mesma planta e não há grandes diferenças morfológicas entre eles. Hustache (1937) comentou que o pronoto de *A. pictipennis* possui uma leve constrição no ápice, enquanto que o de *A. tremolerasi* não. Vaurie (1954) confirmou a diferença, mas ambos trabalharam com amostras bastante reduzidas. Ao observar diversos exemplares presentes nas coleções de museus, constatei que essa diferença varia independentemente da coloração. Além disso, realizei uma coleta em *Butia catarinensis* Noblick & Lorenzi no litoral estado de Santa Catarina. Essa palmeira foi descrita recentemente e até pouco tempo era tratada como *Butia odorata* (Barb. Rodr.) Beccari, espécie já reconhecida desde Hustache (1937) como planta hospedeira. A análise de mais de uma centena de indivíduos revelou não só os padrões de coloração já conhecidos para *A. tremolerasi* (Fig. 2.223) e *A. pictipennis* (Fig. 2.224); mas também diversos outros (entre eles, Figs. 2.225, 2.226 e

2.228) convivendo sob a espata do mesma inflorescência. Há, inclusive, um espécime depositado no USNM que possui evidentemente as manchas alaranjadas transversais de *A. tremolerasi* nos élitros, mas essas estão repletas de escamas pretas esparsas, assim como em *A. pictipennis*. A existência de diversos padrões de cor na mesma população, a ausência de qualquer outra característica diagnóstica qualitativa e a sobreposição de todos os caracteres quantitativos me levam a crer que *A. tremolerasi* e *A. pictipennis* também se tratam de uma única espécie.

A decisão mais complicada, contudo, foi a sinonímia de *A. hatschbachi* e *A. eriospathae* (a partir daqui somente *A. hatschbachi*) com *A. tremolerasi* e *A. pictipennis* (a partir daqui somente *A. tremolerasi*). As diferenças entre as espécies apontadas por Vaurie (1954) se resumem à coloração. As palmeiras hospedeiras (e, conseqüentemente, os besouros) são encontradas em contextos ecológicos completamente diferentes. *A. tremolerasi* é encontrado em *Butia catarinensis* Noblick & Lorenzi e *Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi, palmeiras de dunas e solos arenosos próximos ao litoral sul do Brasil ao Uruguai. *A. hatschbachi* habita *Butia eriospatha* (Mart. Ex Drude) Becc., palmeira da vegetação aberta e das matas de pinhais das áreas de altitude na região sul do Brasil (Lorenzi *et al.*, 2010). A distribuição das palmeiras é parapátrica. Assim, procurei alguma característica morfológica que fosse exclusiva de besouros em cada contexto ecológico.

A coloração, embora variável nos dois lugares, possui sobreposição parcial. A forma amarela com tegumento preto (Fig. 2.232) foi observada nos dois contextos. As demais formas (tomando pronoto e élitro em conjunto) parecem ser exclusivas de cada população. Não há outra característica qualitativa externa que diferencie as populações. As genitálias masculinas de dois espécimes de *A. hatschbachi* e dois de *A. tremolerasi* exibiram um grau de identidade altíssimo, sendo que nem

sequer os escleritos se mostraram distintos. Quanto às características quantitativas, todas as proporções medidas apresentam ampla sobreposição. A maior diferença entre *A. hatschbachii* e *A. tremolerasi* nesse sentido é o tamanho: o primeiro varia de 3,6 mm a 7,2 mm de comprimento do pronoto mais o élitro, enquanto que o segundo varia de 4,7 mm a 7,8 mm. Ainda que, em média, a segunda espécie seja maior, há grande sobreposição e grande variação dentro de cada espécie.

Em contraste à ausência de características diagnósticas entre *A. tremolerasi* e *A. hatschbachii*, as duas espécies em conjunto exibem uma série de características que as diferenciam. O dimorfismo sexual nas escamas do proepisterno, por exemplo, não foi observado em nenhuma outra espécie de *Anchylorhynchus*. Além disso, podem ser identificados por uma combinação de caracteres não exclusivos: rostro pelo menos 1,5 vezes mais longo do que o pronoto, escamas do disco do pronoto direcionadas ao centro ou ao ápice, mandíbula com margem externa bastante sinuosa e clava antenal aproximadamente tão longa quanto os últimos três antenômeros do funículo.

Em conjunto, o tamanho e a diferença nas frequências dos padrões de cor indicam que há algum grau de diferenciação entre *A. tremolerasi* e *A. hatschbachii*. Por outro lado, a inexistência de qualquer característica diagnóstica fixada em cada uma das populações e a existência de várias delas para o grupo como um todo indica que se tratam de uma mesma linhagem de metapopulações e, portanto, de uma mesma espécie. Como *A. tremolerasi* e *A. pictipennis* foram descritos no mesmo trabalho e anteriormente a *A. eriospathae* e *A. hatschbachii*, qualquer um dos dois nomes possui prioridade. Considerando a etimologia de *pictipennis*, esse nome parece inadequado para descrever uma espécie com tamanha variedade cromática. Escolho, portanto, *A. tremolerasi* como sinônimo sênior.

DISTRIBUIÇÃO

Vegetação aberta e matas em praias e serras no sul do Brasil, Uruguai e Argentina (Fig. 2.250).

Alguns paralectótipos encontrados na coleção do MNRJ estavam rotulados como “Estado da Bahia”. Isso claramente é um erro, já que Bondar (1943b) afirma haver coletado os tipos no sul do Brasil.

PLANTA HOSPEDEIRA

Butia catarinensis Noblick & Lorenzi, *Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi e *Butia eriospatha* (Mart. ex Drude) Becc. Possivelmente, *Phoenix canariensis* Hort.

Hustache (1937) descreveu *A. tremolerasi* e *A. hatschbachi* com base em material coletado em *Cocos pupolsa* Barb. Rodr., posteriormente denominada *Butia capitata* var. *pulposa* (Barb. Rodr.) Becc., sinônimo de *Butia capitata* var. *odorata* Becc. Recentemente, Noblick e Lorenzi (in Lorenzi *et al.*, 2010) deram um novo status a essa palmeira, reconhecida agora como *Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi. Isso porque *Butia capitata* (Mart.) Becc. incluía palmeiras de morfologia distinta e distribuição disjunta no cerrado ao norte de Minas Gerais e no litoral do sul do Brasil ao Uruguai. No mesmo trabalho, eles subdividem ainda mais espécie e descrevem as populações do litoral de Santa Catarina como *Butia catarinensis* Noblick & Lorenzi. Como coletei *A. tremolerasi* precisamente nesta população, que eu imaginava ser então *Butia capitata* var. *odorata* (Barb. Rodr.) Becc., essa espécie também é considerada hospedeira de *A. tremolerasi*.

Bondar descreveu *A. eriospathae* e *A. hatschbachi* com base em espécimes coletados em *Cocos eriospatha* Mart., sinônimo de *Butia eriospatha* (Mart. ex Drude) Becc. Eu coletei na mesma palmeira na

cidade de São Paulo, onde é introduzida. A identificação da palmeira foi confirmada por A. C. Marcato (comunicação pessoal).

Viana (1975) afirmou haver coletado *A. tremolerasi* em *Phoenix canariensis* Hort. na Argentina. Eu examinei algumas inflorescências dessa palmeira em São Paulo, e não encontrei qualquer espécie de *Anchylorhynchus*. Acredito que essa informação careça de provas, especialmente porque Viana (1975) não informa que espécimes foram coletados em tal palmeira e tampouco quem a identificou. Além disso, mesmo que ele tenha realmente coletado nessa espécie, certamente se trata de uma de uma relação não histórica, já que essa palmeira é introduzida no novo mundo (Lorenzi *et al.*, 2004).

ESPÉCIMES EXAMINADOS

ARGENTINA. Buenos Aires: Buenos Aires Capital (1♂ 1♀ AMNH, 1 sexo indet. MLPA, 1♂ USNM); San Fernando (2 sexo indet. USNM).

BRASIL. Paraná: Curitiba (lectótipo ♂ *A. hatschbachi* AMNH, lectótipo ♂ *A. eriospathae* AMNH, 6♂ 6♀ paralectótipos *A. hatschbachi* AMNH, 3♀ paralectótipos *A. hatschbachi* MLPA, 1 sexo indet. paralectótipo *A. eriospathae* MLPA, 2♂ paralectótipos *A. hatschbachi* MZSP, 3♂ 4♀ AMNH, 1♂ 11♀ DZUP, 1♀ MZSP). **Rio Grande do Sul:** Canela (1♂ DZUP); Xanxerê (1♂ 11 sexo indet. DZUP). **Santa Catarina:** Corupá (3♂ 6♀ AMNH); Florianópolis (14♂ 18♀ MZSP); Imbituba (1♂ 2♀ MZSP); Lages (1♂ 2♀ DZUP); Laguna (50♂ 66♀ MZSP); Porto União, Santa Cruz do Timbó [antiga Caúna] (7♂ 4♀ AMNH); São Bento do Sul (33♂ 43♀ MZSP); São Bento do Sul [antiga Rio Vermelho] (37♂ 36♀ MZSP); Seara [antiga Nova Teutônia] (9♂ 7♀ DZUP). **São Paulo:** São Paulo (7♂ 13♀ MZSP).

URUGUAI. Puente l'este (1♂ MZSP). **Maldonado:** Piriápolis (1♀ MLPA). **Montevideo:** Montevideo (1♂ 1♀ MLPA); Montevideo, Peñarol

(1♀ MLPA); Montevideo, Prado (2 ♂ 1♀ MLPA).

SEM LOCALIDADE (2♀ paralectótipos de *A. hatschbachii* MLPA, 2♂ 3♀ paralectótipos de *A. hatschbachii* MNRJ, 1♀ MZSP).

LOCALIDADES DUVIDOSAS. **Bahia:** sem localidade precisa (2♀ paralectótipos de *A. eriospathae*).

DATAS DE COLETA

Agosto, outubro a fevereiro. Eu observei os besouros vivos em São Paulo desde meados do mês de outubro até janeiro.

Anchylorhynchus bicolor Voss, 1943

Figs. 2.56, 2.86, 2.124-2.125, 2.152, 2.168, 2.189, 2.233-2.235.

Ancylorrhynchus parvus bicolor Voss, 1943: 64 (descrição em chave).
Lectótipo: Macho, Paraguai, coll. Kraatz. Depositado no DEI, examinado.

Anchylorhynchus bicolor; Vaurie, 1954: 28, Fig.3E (revisão, *status nov.* e designação de lectótipo); Viana, 1975:14, Figs. 2, 5, 10 e 12 (revisão); Wibmer & O'Brien, 1986:195 (cat.)

Ancylorrhynchus leiospathae Bondar, 1950:454, Fig. 7 (descrição) [sinonimizado por Vaurie, 1954:28]. Lectótipo: Macho, São Paulo, Pirassununga, X/1949, Bondar, em *Cocos leiospatha*. Depositado no Field Museum of Natural History, Chicago, não examinado.

Anchylorhynchus leiospathae; Wibmer & O'Brien, 1986:195 (cat.).

REDESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 4.5–7.1 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.3–1.4 vezes mais longo que o pronoto; 1.2–1.3 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento amarelado

a castanho escuro; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas a alaranjadas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.5–1.7 vezes mais altos do que largos; 1.6–1.7 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento de coloração semelhante à do rostro; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas a alaranjadas. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo mais curto que o primeiro, cerca de 1,5 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo mais largo do que longo, mais estreito que a clava; com clava tão longa quanto o funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa bastante sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice um tanto obtuso, formando uma curva aprubta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe bastante alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial não atingindo o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral transversal, com base da porção dorsal formando um ângulo agudo; com primeiro palpômero com duas cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero; com segundo palpômero distintamente mais longo que o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 2 vezes mais largo que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, retraído na região látero-apical, com uma faixa central longitudinal de cerdas curtas na região dorsal e com cerdas muito longas nas laterais da região dorsal; com lígula ausente;

com palpos separados por menos da metade da largura do palpômero I; com palpômero I transversal; com palpômero II mais longo que o palpômero III; com palpômero III com uma cerda lateral.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.7 vezes o comprimento; com margem posterior não lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, paralelas na base e regularmente curvadas ao ápice, com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; totalmente alaranjadas no disco e alaranjadas ou amareladas nas laterais, com ou sem um par de manchas circulares escuras; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao ápice. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais ligeiramente mais largos do que longos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 0.9–1.1 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor que o dos élitros; com escamas amarelas a alaranjadas. **Élitros** 1.3–1.4 vezes mais largos que o pronoto; 1.4–1.6 vezes mais longos do que largos; 3.2–3.4 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, formando um ângulo bem marcado; com margens laterais aproximadamente paralelas, pouco se alargando até a região mediana; com escamas totalmente amareladas, ou com faixas longitudinais de escamas escuras nos intervalos pares, ou com escamas pretas e faixas amarelas longitudinais nos intervalos I e VII; com epipleura com inflexão suave, coberta com uma faixa de escamas escuras. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas de cor similar ou somente um pouco mais

claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura esparsa, não cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante às do pronoto, com ápice truncado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento 0.9–0.9 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas amplamente sobrepostas, similares a ligeiramente mais grossas que as do pronoto, com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior. **Metasterno** com concavidade central pouco marcada; centro da concavidade coberto com cerdas bastante curtos.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com escamas finas. **Edeago** cerca de 3 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 6 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice não-constrito; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,4 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 1,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com dois pares de bolsas membranosas contendo microtríquias divergindo próximo ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical dispostas em um par de feixes, aparentemente resultantes do dobramento das membranas da região.

FÊMEAS – **Tamanho** 5.4–6.4 mm.

Rostro 1.3–1.5 vezes mais longo que o pronoto; 1.2–1.3 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** não medidos. **Pronoto** com largura na base 1.5–1.6 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 0.9–1 vezes a largura das coxas. **Escutelo** 0.9–1.2 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.3–1.5 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.4–1.6 vezes a largura; 3–3.4 vezes mais

longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

Assim como nas demais espécies do clado D, observa-se em *A. bicolor* a presença de escamas com cores diferentes no corpo. A mandíbula com margem externa bastante sinuosa a posiciona no clado F. A clava antenal tão longa quanto o funículo e a distância dos olhos acima mais de 1,5 vezes a distância abaixo diferenciam essa espécie de todas as demais.

A variação de cor dessa espécie é bem grande, e provavelmente ainda subestimada. Uma foto no livro de Gottsberger & Silbauer-Gottsberger (2006) mostra uma série de indivíduos, provavelmente todos de *A. bicolor*, em repouso sob uma espata de *Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) L. H. Bayley. Além das variedades fotografadas para esta revisão, há uma com pronoto típico de *A. bicolor* e élitro semelhante ao *A. tremolerasi* da Figura 2.230. Esse é mais um exemplo do polimorfismo cromático das espécies do clado D.

Além dos lectótipos, pude examinar mais dois espécimes na coleção do DEI identificados por Voss como *A. parvus*. Não há nenhum rótulo de Vaurie corrigindo essa informação, e ela afirma haver examinado somente dois espécimes do DEI, o lectótipo macho e um paralectótipo fêmea (Vaurie, 1954). Além disso, ela desconfiava que Voss houvesse observado espécimes adicionais incorretamente identificados como *A. parvus*, utilizados para a descrição que ele forneceu da espécie. Acredito que os dois espécimes que examinei possam fazer parte dessa série.

Quanto ao padrão de coloração, todos os espécimes examinados por Voss (1943); Bondar (1950) e Vaurie (1954) possuíam o pronoto ou

inteiramente laranja ou com as laterais amareladas e uma faixa central laranja. Viana (1975) foi o primeiro a reportar a existência de exemplares com duas manchas marrons no pronoto e com faixas de escamas marrons nos élitros. Eu observei os quatro padrões de coloração, e não constatee qualquer diferença morfológica adicional entre eles.

DISTRIBUIÇÃO

Áreas abertas no Brasil (São Paulo, Paraná e Mato Grosso do Sul); Paraguai, Uruguai e nordeste da Argentina (Fig. 2.253).

PLANTA HOSPEDEIRA

Butia paraguayensis (Barb. Rodr.) L. H. Bailey ou *Butia leiospatha* (Barb. Rodr.) Becc. Possivelmente, *Butia yatay* (Mart.) Becc.

Bondar (1950) coletou os espécimes em *Cocos leiospatha* Barb. Rodr. e os espécimes de Botucatu estão todos rotulados como *Butia leiospatha*. A validade do nome *Butia leiospatha* (Barb. Rodr.) Becc. permanece em discussão. Enquanto alguns autores, como por exemplo Henderson *et al.* (1995) e Gottsberger & Silbauer-Gottsberger (2006), consideram *Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) L. H. Bailey o nome válido, outros discordam e consideram válido *Butia leiospatha* (Barb. Rodr.). Marcato (2004) identificou indivíduos dessa espécie em Goiás e Minas Gerais, mas mantém o nome *Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) L. H. Bailey para a espécie encontrada mais ao sul.

Além dos espécimes coletados por Bondar, Vaurie analisou oito espécimes de San Estanislao (Paraguai); segundo ela coletados em *Butia yatay*. Observei três desses espécimes, mas não encontrei rótulo com essa informação. Levando-se em conta que *Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) L. H. Bailey já foi considerada uma variedade ou subespécie de *Butia*

yatay (Lorenzi et. al, 2010), é possível que, na realidade, este registro também se refira a *Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) L. H. Bailey.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

ARGENTINA. **Corrientes:** sem localidade precisa (8 sexo indet. MLPA). **Misiones:** sem localidade precisa (1 sexo indet. MACN).

BRASIL. **Mato Grosso do Sul:** Bonito (1♂ MZSP). **Goiás:** Jataí (2♂ DEI). **Paraná:** Campo Mourão (1♂ 2♀ DZUP). **São Paulo:** Botucatu (9♂ 10♀ MZSP); Pirassununga (1♀ paralectótipo *A. leiospathae*); Pirassununga, Emas (1♂ MZSP).

PARAGUAI. **Cordillera:** Altos (1 sexo indet. MACN). **San Pedro:** San Estanislao (1♂ 2♀ AMNH). **Sem localidade precisa:** (lectótipo *A. parvus bicolor* ♂ DEI, 1♀ paralectótipo *A. parvus bicolor* DEI, 1♂ 2♀ 1 sexo indet. DEI).

URUGUAI. **Departamento Rivera:** Rivera, Sierra de La Aurora (1♂ MACN).

SEM LOCALIDADE. (5 sexo indet. MACN).

DATAS DE COLETA

Julho a novembro, janeiro.

Anchylorhynchus sp. nov. 4

Figuras 2.57, 2.126-2.127, 2.157 e 2.190.

DESCRIÇÃO

CABEÇA. **Rostro** 1.3–1.5 vezes mais longo que o pronoto; 1.2–1.3 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento castanho a preto; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao

rosto; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.5–1.7 vezes mais altos do que largos; 0.8–1.0 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento de coloração semelhante à do rosto; inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas à depressão inter-ocular, de coloração em geral escura, algumas vezes amarelas a alaranjadas nas laterais e região acima dos olhos. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo aproximadamente tão longo quanto o primeiro, cerca de 1,5 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo tão longo quanto largo, mais estreito que a clava; com clava tão longa quanto os quatro últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa bastante sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice bastante agudo, formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno bem desenvolvido; com região molar bissinuosa. **Maxila esquerda** com estipe bastante alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial não atingindo o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral transversal, com base da porção dorsal formando um ângulo agudo; com primeiro palpômero com duas cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero; com segundo palpômero distintamente mais longo que o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 2 vezes mais largo que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, lobado na região látero-apical, com uma faixa central longitudinal de cerdas curtas na região dorsal; com lígula ausente; com palpos separados por menos da metade da largura do palpômero I; com palpômero I

aproximadamente tão longo quanto largo; com palpômero II aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III sem cerdas laterais.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.7 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, subparalelas na base e regularmente curvadas ao ápice, em alguns espécimes com uma inflexão moderada na região mediana, sem constrição apical ou com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com escamas alaranjadas, exceto por uma cruz preta no disco e manchas pretas latero-apicais; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao ápice. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais ligeiramente mais largos do que longos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 0.8–0.9 vezes mais longo do que largo; com tegumento preto; com escamas pretas. **Élitros** 1.3–1.3 vezes mais largos que o pronoto; 1.5–1.5 vezes mais longos do que largos; 3.1–3.4 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais mais largas da região mediana; com escamas amareladas ou alaranjadas, além de pares de manchas pretas na base e no ápice e uma faixa transversal no meio; com epipleura com inflexão suave, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor variável, de castanho a preto; coberta com cerdas distintamente mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura densa, cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de

tamanho semelhante às do pronoto, com ápice truncado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento 0.9–1.0 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas amplamente sobrepostas, similares a ligeiramente mais grossas que as do pronoto, com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas sobrepostas em toda a extensão. **Metasterno** com concavidade central bem marcada; centro da concavidade coberto com cerdas bastante curtas.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com escamas finas. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 5 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice não-constrito; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,4 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 1,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com dois pares de bolsas membranosas contendo microtríquias divergindo próximo ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical dispostas em um par de feixes, aparentemente resultantes do dobramento das membranas da região.

FÊMEAS – **Tamanho** 4.7–5.4 mm.

Rostro 1.3–1.4 vezes mais longo que o pronoto; 1.2-1.3 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.5 vezes mais altos do que largos; 0.9–1.0 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.7 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 0.8–1 vezes a largura das coxas. **Escutelo** 0.8–1.0 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.4–1.5 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.4–1.5 vezes a largura; 3.4–3.5 vezes mais longos que o pronoto. **Metasterno** coberto com escamas. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

Apesar de se parecer com *A. tremolerasi*, por causa do padrão de coloração, essa espécie é irmã de *A. bicolor*. Esse agrupamento é suportado pelos antenômeros do funículo curtos e clava relativamente longa e pela ausência de lígula no pré-mento, entre outros caracteres. Essas características, combinadas com o rostro no máximo 1,5 vezes mais longo que o pronoto, pronoto com margens paralelas na base, élitros relativamente curtos, prosterno e hipômero densamente cobertos por escamas brancas, sendo as do prosterno mais grossas que as do pronoto, diferenciam *A. sp. nov.* 4 das demais espécies.

A única variação de cor que observei é que as escamas claras do élitro podem ter coloração alaranjada como as do pronoto ou branca (como na Fig. 2.236). Considerando a amostra reduzida, contudo, é possível que existam mais variedades cromáticas ainda não descobertas.

DISTRIBUIÇÃO

Conhecida somente da localidade-tipo, em cerrado em Grão-Mogol, Minas Gerais (Fig. 2.250).

PLANTA HOSPEDEIRA

Butia capitata (Mart.) Becc.

Eu coletei os exemplares da série-tipo em uma palmeira no meio de um pasto, próximo ao Parque Nacional de Grão Mogol, Minas Gerais. A exsicata foi identificada por A. C. Marcato e depositada no herbário SPF sob número **B. A. S. Medeiros 20**.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. Minas Gerais: Grão Mogol (9♂ 10♀).

DATAS DE COLETA

15 de abril.

Anchylorhynchus bucki Vanin, 1973

Figs. 2.77, 2.87, 2.128-2.129, 2.165, 2.191 e 2.237.

Ancylorrhynchus bucki Vanin, 1973:37 (descrição); Wibmer & O' Brien, 1986:195 (cat.). Holótipo: Macho, Itu – SP, Brasil, 7/XII/1960, U. Martins, em flor de coco. Depositado no MZSP, examinado.

REDESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 4.9–5.7 mm.

CABEÇA. **Rostro** 0.7–0.8 vezes mais longo que o pronoto; 1.3–1.4 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento amarelado a castanho escuro; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.9–1.9 vezes mais altos do que largos; 0.7 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento de coloração semelhante à do rostro; coberta por escamas somente ao redor dos olhos e nas laterais e microcerdas no restante, ou inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas a um ponto basal com relação à depressão inter-ocular, de coloração uniforme, amareladas. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo mais curto que o primeiro, cerca de 1,5 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo mais longo do que largo, mais estreito que a

clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice arredondado, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno inexistente a fracamente desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe moderadamente alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial ultrapassando o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral transversal, com base da porção dorsal formando um ângulo agudo; com primeiro palpômero com duas cerdas apicais, mais curtas do que a largura do palpômero; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 1,5 vezes mais largo do que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, retraído na região látero-apical, com cerdas esparsas e não organizadas em faixas; com lígula presente e com comprimento menor que a metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente metade da largura do palpômero I; com palpômero I aproximadamente tão longo quanto largo; com palpômero II aproximadamente tão longo quanto o palpômero III; com palpômero III com uma cerda lateral.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.4–1.5 vezes o comprimento; com margem posterior não lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, paralelas na base e regularmente curvadas ao ápice, sem constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; totalmente coberto por escamas; com uma faixa de escamas castanhas no centro que segue nos élitros e escutelo e escamas amareladas nas laterais; escamas da linha longitudinal central direcionadas para a base desde a região mediana. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral;

aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais ligeiramente mais largos do que longos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 0.9–1.2 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor que o dos élitros; com escamas castanhas. **Élitros** 1.2–1.3 vezes mais largos que o pronoto; 1.6–1.7 vezes mais longos do que largos; 2.8–3.1 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, formando um ângulo bem marcado; com margens laterais aproximadamente paralelas, pouco se alargando até a região mediana; com uma faixa longitudinal de escamas escuras no primeiro quarto dos intervalos I e II contígua à faixa do pronoto; com epipleura com inflexão suave, coberta com uma faixa de escamas escuras. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas de cor similar ou somente um pouco mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura esparsa, não cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas mais finas que as do pronoto, com ápice truncado ou acuminado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento 0.8 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas sem ou com pouca sobreposição, mais finas que as do pronoto, com ápice acuminado ou com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior. **Metasterno** sem concavidade; centro da concavidade coberto com cerdas bastante curtas.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com cerdas prostradas. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 5

vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constricto; com placa ventral bastante fina e pouco esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,3 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 2 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com uma área membranosa pouco esclerotizada anterior e ventral ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 4.7–6.0 mm.

Rostro 0.8 vezes mais longo que o pronoto; 1.4–1.5 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.7–1.8 vezes mais altos do que largos; 0.8–0.9 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.4–1.5 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 0.9–1 vezes a largura das coxas. **Escutelo** 0.9–1.5 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.3–1.4 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.6–1.7 vezes a largura; 3.1–3.4 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e restrita à porção distal do segmento.

DISCUSSÃO

Essa espécie ocupa uma posição basal no clado H, que possui como sinapomorfia não homoplástica o dente interno da mandíbula indistinto a pouco desenvolvido. O rostro mais curto do que o pronoto e as escamas do pronoto voltadas para trás a diferenciam das demais espécies. Embora possa haver alguma semelhança de coloração com *A. aegrotus*, pode-se diferenciar *A. bucki* pelos caracteres acima e pelo formato do corpo, alongado.

DISTRIBUIÇÃO

Conhecido somente da localidade-tipo, em cerrado no interior do estado de São Paulo (Fig. 2.249). De acordo com S. A. Vanin (comunicação pessoal), o cerrado da região em que os tipos foram coletados foi totalmente destruído e substituído por pasto.

PLANTA HOSPEDEIRA

Palmeira não identificada. Informação obtida dos rótulos.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. São Paulo: Itu (holótipo ♂ MZSP, 3♂ 5♀ parátipos MZSP).

DATAS DE COLETA

13 de novembro e 7 de dezembro.

Anchylorhynchus aegrotus Fahraeus, 1843

Figuras 2.51, 2.71, 2.78, 2.88, 2.130-2.131, 2.137, 2.192, 2.195-2.196 e 2.238-2.239.

Anchylorhynchus aegrotus Fahraeus in Schoenherr, 1843:335 (descrição); Lacordaire, 1863:520; Sherborn, 1922:85 (cat.); Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:26, Figs. 2A-B e 3D (revisão); Viana, 1975:10, Figs. 3 e 6 (revisão); Wibmer & O'Brien, 1986:195 (cat.); Franz, 2006:224 (filogenia). Tipo no Naturhistoriska Riksmuseet, não examinado.

Ancylorrhynchus aegrotus; Gemminger & Harold, 1871:2545 (cat.); Voss, 1943:63 (revisão); Bondar, 1941b:295 (biologia); Bondar, 1943b:360 (revisão).

REDESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 4.3–5.5 mm.

CABEÇA. Rostro 1.0–1.1 vezes mais longo que o pronoto; 1.2–1.4 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento amarelado a castanho escuro; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas ou com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas castanhas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.5–1.8 vezes mais altos do que largos; 0.6–0.9 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento de coloração semelhante à do rostro; coberta por escamas somente ao redor dos olhos e nas laterais e microcerdas no restante, ou inteiramente coberta por escamas; com escamas direcionadas a um ponto basal com relação à depressão inter-ocular, com escamas amareladas e microcerdas escuras. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo aproximadamente tão longo quanto o primeiro, cerca de 2 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo tão longo quanto largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa não-sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice arredondado, não formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno inexistente a fracamente desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe moderadamente alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial ultrapassando o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral transversal, com base da porção dorsal formando um ângulo agudo; com primeiro palpômero com duas cerdas apicais, mais

curtas do que a largura do palpômero; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 1,5 vezes mais largo do que longo, com margens laterais paralelas na região mediana, formando um ângulo reto na região látero-apical, com cerdas esparsas e não organizadas em faixas; com lígula presente, mas pouco evidente; com palpos separados por menos da metade da largura do palpômero I; com palpômero I transversal; com palpômero II mais curto que o palpômero III; com palpômero III com uma cerda lateral.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.9–2.0 vezes o comprimento; com margem posterior levemente lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, paralelas da base à região mediana e então convergentes, sem constrição apical; com tegumento castanho, mais claro que o da cabeça; coberto por escamas nas laterais e microcerdas no disco, ou totalmente coberto por escamas; com escamas uniformemente amareladas ou com uma faixa longitudinal central de escamas castanhas que segue nos élitros e escutelo; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao centro ou à base na metade basal. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 3 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais mais longos do que largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 0.9–1.4 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, da mesma cor ou ligeiramente mais escuro que os élitros; com escamas amareladas, ou com escamas castanhas. **Élitros** 1.2–1.4 vezes mais largos que o pronoto; 1.4–1.6 vezes mais longos do que largos; 3.5–4.1 vezes mais longos que

o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais mais largas da região mediana; com escamas totalmente amareladas ou com uma pequena faixa castanha na porção basal do intervalo I contígua às faixa do pronoto; com epipleura com inflexão bem marcada no intervalo IX, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor semelhante à região dorsal; coberta com cerdas de cor similar ou somente um pouco mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura densa, cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante às do pronoto, com ápice truncado ou acuminado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento 0.9–1.1 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas amplamente sobrepostas, mais finas que as do pronoto, com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas sobrepostas em toda a extensão. **Metasterno** com concavidade central bem marcada; centro da concavidade coberto com pelos.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com cerdas prostradas. **Edeago** cerca de 3 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 7 vezes mais longo do que alto; não alargado na região da abertura; com ápice constrito; com placa ventral bastante fina e pouco esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,3 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 1,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com uma área membranosa pouco esclerotizada anterior e ventral ao esclerito basal; com microtríquias da porção média dispostas em um par de feixes, aparentemente resultantes do dobramento das membranas da região.

FÊMEAS – **Tamanho** 4.5–5.4 mm.

Rostro 1.0–1.2 vezes mais longo que o pronoto; 1.2–1.3 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.5–1.7 vezes mais altos do que largos; 0.9–1.0 vezes mais separados acima que abaixo. **Antena** com escapo reto. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.8 vezes o comprimento; com margens laterais, em vista dorsal, convergentes desde a base e com uma inflexão bem marcada na região mediana, com uma leve constrição apical. **Prosterno** com comprimento 0.9–1.2 vezes a largura das coxas. **Escutelo** 1.1–1.5 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.4–1.6 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.4–1.6 vezes a largura; 3.7–4 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III e IV** com margem posterior não-sinuosa e restrita à porção distal do segmento.

DISCUSSÃO

Assim como as espécies de seu grupo-irmão, *A. aegrotus* possui as escamas da cabeça e do disco do pronoto variavelmente reduzidas, evidenciando as pontuações. Ela se diferencia de *A. vittipennis* e *A. aegrotus*, por sua coloração amarelada a castanha, corpo bastante oval e pronoto bastante alargado e com margens paralelas na base (nos machos) ou convergentes desde a base e com uma inflexão bem marcada na região mediana, com uma leve constrição apical (nas fêmeas).

A maioria dos exemplares possui élitros e pronoto com escamas amareladas (incluindo o tipo, segundo Vaurie, 1954). Contudo, alguns espécimes, especialmente mais ao sul da sua distribuição, possuem uma faixa de escamas alarajandas a castanhas se estendendo da base do pronoto à base dos élitros. Essa faixa é similar à de *A. bucki*; mas difere por ser bastante reduzida. Além disso, *A. aegrotus* se distingue de *A. bucki* por possuir rostro mais longo, nunca mais curto do que o pronoto, e não apresentar escamas escuras na epipleura.

DISTRIBUIÇÃO

Florestas e áreas abertas do litoral do estado da Bahia (Brasil) à região central da Argentina (Fig. 2.248).

Há alguns exemplares da ex-coleção Dirings (no MZSP) rotulados como sendo de Carquejo-CE, mas isso provavelmente se trata de um erro. Vanin (comunicação pessoal) encontrou espécime de Belidae da mesma coleção típicos da região sudeste e sul do Brasil, mas também rotulados como sendo de Carquejo. Por conta disso, essa localidade não está mapeada e nem é considerada neste sumário de distribuição.

PLANTA HOSPEDEIRA

Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman

Eu coletei exemplares de *A. aegrotus* nessa palmeira em Registro-SP. Bondar afirma ter coletado em *Cocos romanzoffiana* Cham. (sinônimo de *S. romanzoffiana*) em Florianópolis (Bondar, 1941a) e Ilse Gottsberger coletou na mesma palmeira em Botucatu-SP, como registrado nos rótulos dos espécimes. Viana (1975) relata a mesma palmeira como hospedeira, mas não indica a fonte da informação.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

ARGENTINA. Buenos Aires: Buenos Aires Capital (49♂ 85♀ MACN); Delta (61♂ 87♀ MACN); Delta P. Guazu (5♂ 3♀ MACN, 1♂ 1♀ MLPA); V. Devoto (2♂ 4♀ MACN); Palermo (1 ♂ MACN); sem localidade precisa (1♀ MACN, 9♂ 8♀ MLPA). **Chaco:** Colonia Benitez (5♂ 3♀ MACN); Rio de Oro (1♂ MACN). **La Rioja:** sem localidade precisa (1♀). **Misiones:** Dep. Concepción, Sta. Maria (14♂ 4♀ MLPA, 61♀ 70♀ MACN); Dep. San Javier, Puerto Londero (98♂, 104♀ MACN); San Ignacio (1♂ MACN). **Santa Fé:** Chaco (1♀ MLPA).

BRASIL. Bahia: Salvador (7♂ 13♀ MZSP). **Minas Gerais:**

Indianópolis, Faz. Bela Tanda (1♂ 2♀ IGGT); Sete Lagoas (1♀ DZUP); Serra do Caraça (2♀ MZSP). **Goiás** Jataí, Fazenda Nova Orândia (1♀ MZSP) **Paraná:** Alexandra (1♀ DZUP); Arapongas (1♂ MNRJ); Curitiba (1 ♂ DZUP); Foz do Iguaçu (1♀ DZUP); Morretes, IAPAR (1♂ DZUP); Quatro Barras (1♂ DZUP). **Santa Catarina:** São Bento do Sul [antiga Rio Vermelho] (11♂ 23♀ MZSP); Seara [antiga Nova Teutônia] (76♂ 99♀ AMNH, 3♂ 1♀ DZUP, 16♂ 14♀ MNRJ, 33♂ 36♀ MZSP); sem localidade precisa (5♂ 2♀ MNRJ). **São Paulo:** Barueri (1♂ DZUP, 42♂ 52♀ MZSP); Botucatu, Capivara (4♂ 5♀ IGGT); Botucatu, Pardinho (1 ♂ 3♀ IGGT); Itu, Fazenda Pau d'Alho (1♂ 4♀ MZSP); Ubatuba (1♂ 1♀ MZSP); Paranapiacaba, Estação Ecológica (1♂ MZSP); Pindamonhangaba, Eug. Lefevre (1♂ MZSP); Registro (6♂ 2♀ MZSP); São Paulo (49♂ 66♀ MZSP); São Roque (1♀ MZSP).

SEM LOCALIDADE. (3♂ 6♀ MNRJ, 2♂ 3♀ MACN)

LOCALIDADES DUVIDOSAS. **Ceará:** Carquejo (8♂ 9♀ MZSP).

DATAS DE COLETA

Setembro a maio, julho.

Anchylorhynchus variabilis Gyllenhal, 1836

Figs. 2.50, 2.58, 2.70, 2.80, 2.89, 2.132-2.133, 2.145, 2.156, 2.163, 2.170-2.171, 2.193 e 2.240-2.244.

Anchylorhynchus variabilis Gyllenhal *in* Schoenherr, 1836:451 (descrição); Castelnau, 1840:346 (cat.); Lacordaire, 1863:520; Sherborn, 1931:6793 (cat.); Vaurie, 1954:40, Figs. 1 e 3I (revisão); Blackwelder, 1947:827 (cat.); Viana, 1975: 29, Figs. 4, 7, 8 e 9 (revisão); Wibmer & O'Brien, 1986:196 (cat.); Franz, 2006:224 (filogenia). Holótipo no NHRS, não examinado.

Ancylorrhynchus variabilis; Gemminger & Harold, 1871:2545 (cat.); Bondar, 1941b:295 (biologia); Voss, 1943:61 (revisão); Bondar, 1943b:359 (revisão).

Anchylorhynchus mutabilis Fahraeus, 1843:333 (descrição); Lacordaire, 1863:520; Sherborn, 1928:4217 (cat.); Blackwelder, 1947:827 (cat.); Voss, 1943:62 (revisão); Vaurie, 1954:40 (revisão); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.) [**sinonimizado por Bondar, 1943b:359**]. Holótipo no NHRS, não examinado.

Ancylorrhynchus mutabilis; Gemminger & Harold, 1871:2545 (cat.); Bondar, 1943b:359 (revisão e sinonímia).

Ancylorrhynchus mutabilis connata Voss, 1943 (descrição em chave).

Anchylorhynchus mutabilis connata; Vaurie, 1954:40 (revisão); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.).

REDESCRIÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 5.5–8.7 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.3–1.4 vezes mais longo que o pronoto; 1.3–1.4 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento castanho a preto; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes finas ou setiformes na base a setiformes no ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.3–1.4 vezes mais altos do que largos; 0.6–0.6 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento preto ou castanho, igual ou mais escuro que o do rostro; coberta por escamas somente ao redor dos olhos e nas laterais e microcerdas no restante; com escamas direcionadas a um ponto basal com relação à depressão inter-

ocular, de coloração em geral escura, algumas vezes amarelas nas laterais e região acima dos olhos. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo mais longo que o primeiro, cerca de 2 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo tão longo quanto largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa levemente sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice truncado, formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno inexistente a fracamente desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe bastante alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial atingindo aproximadamente o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral transversal, com base da porção dorsal formando um ângulo agudo; com primeiro palpômero com duas cerdas apicais, tão ou mais longas quanto a largura do palpômero; com segundo palpômero distintamente mais longo que o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 1,5 vezes mais largo do que longo, com margens laterais divergentes na região mediana, retraído na região látero-apical, com duas faixas oblíquas de cerdas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento menor que a metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente a largura do palpômero I; com palpômero I transversal; com palpômero II mais curto que o palpômero III; com palpômero III com uma cerda lateral.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.8 vezes o comprimento; com margem posterior não lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, regularmente convergentes desde a base, sem constrição apical; com tegumento inteiramente castanho ou escuro

somente sob as escamas escuras; totalmente coberto por escamas; com escamas amarelas a alaranjadas, exceto por uma faixa longitudinal preta no disco e manchas pretas latero-apicais; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao centro ou ao ápice. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 3 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais mais longos do que largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 0.7–0.9 vezes mais longo do que largo; com tegumento preto; com escamas amareladas. **Élitros** 1.5–1.7 vezes mais largos que o pronoto; 1.4–1.5 vezes mais longos do que largos; 3.7–4.0 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais mais largas da região mediana; na porção dorsal, com escamas amareladas; com epipleura na maioria dos espécimes com inflexão bem marcada no intervalo IX, raramente com inflexão suave, coberta com pelos escuros ou amarelos. **Região ventral** com tegumento de cor variável, de amarelado a preto; coberta com cerdas distintamente mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cerdas setiformes. **Prosterno** com comprimento 0.8–1.0 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por pelos pouco densos. **Metepisterno** com escamas sobrepostas em toda a extensão. **Metasterno** com concavidade central bem marcada; centro da concavidade coberto com pelos.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com cerdas eretas. **Edeago** de 2 a 2,5 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 4 vezes mais longo do que alto; fortemente alargado na região da abertura; com ápice

bilobado; com placa ventral bem esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,4 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 2,5 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com um par de bolsas membranosas contendo microtríquias divergindo próximo ao esclerito basal e com uma área membranosa pouco esclerotizada anterior e ventral ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 5.1–7.4 mm.

Rostro 1.2–1.4 vezes mais longo que o pronoto; 1.3–1.5 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.2–1.4 vezes mais altos do que largos; 0.5–0.7 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.7 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 0.9–1 vezes a largura das coxas. **Escutelo** 0.8–0.9 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.6–1.8 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.4–1.5 vezes a largura; 4–4.2 vezes mais longos que o pronoto; com coloração igual aos machos, ou com manchas pretas basais, ou com faixas pretas longitudinais, ou com élitro totalmente preto. **Ventritos III-V** com cerdas prostradas. **Ventritos III e IV** com margem posterior bastante sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

O dente interno da mandíbula pouco desenvolvido posiciona essa espécie no clado H. As escamas da cabeça reduzidas a posicionam no clado I. O formato do pronoto, a presença de cerdas setiformes no metasterno e nos ventritos de ambos os sexos e os ventritos III-IV das fêmeas fortemente retraídos e com margem posterior sinuosa, entre outros 16 caracteres, sustentam a sua relação de grupo-irmão com *A. vittipennis*.

Essa espécie é facilmente diferenciada de seu grupo-irmão e de todas as demais pela presença de cerdas, em vez de escamas, em toda a região ventral e também na epipleura. A variação de cor é relacionada ao sexo, sendo os machos sempre cobertos com escamas amarelas nos élitros (Fig. 2.240). As fêmeas, por outro lado, podem variar de amarelas e pretas, com vários estágios intermediários de manchas longitudinais escuras (Figs. 2.240-2.244). As fêmeas amarelas são bastante raras na maior parte da distribuição, porém muito frequentes nos espécimes coletados mais ao sul, próximo a Buenos Aires.

DISTRIBUIÇÃO

Florestas e áreas abertas do litoral do estado do Rio de Janeiro (Brasil) ao nordeste da Argentina (Fig. 2.251).

Há alguns exemplares da ex-coleção Dirings (no MZSP) rotulados como sendo de Carquejo-CE, mas isso provavelmente se trata de um erro. Vanin (comunicação pessoal) encontrou espécimes de Belidae da mesma coleção típicos das regiões sudeste e sul do Brasil, mas também rotulados como sendo de Carquejo. Por conta disso, essa localidade não está mapeada e nem é considerada neste sumário de distribuição.

PLANTA HOSPEDEIRA

Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman e *Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi.

Bondar (1943b) afirmou haver pedido a diversos colaboradores (R. Lange, J. Moure, A. Maller e F. Plaumann) do sul do Brasil que lhe enviassem material dessa espécie. Todos obtiveram exemplares em uma palmeira, que ele presumia ser *Cocos romanzoffiana* Chamisso. Eu observei exemplares de *A. variabilis* em flores de palmeira jerivá, *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, na cidade de São Paulo – SP.

Viana (1975) comentou que a espécie é encontrada em “flores de ‘pindo’ (*Cocos romanzoffiana* Chamiso)”. O nome “pindo”, no entanto, também é utilizado popularmente para *Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi.

Bondar (1941b) comentou ter recebido de Juan Bosq, do serviço de zoologia agrícola da Argentina, exemplares de *A. variabilis* coletados em *Cocos capitata* Mart (atualmente *Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi). Considerando que se trata de um pesquisador de uma instituição agrícola, é provável que a informação seja acurada. É importante salientar, contudo, que *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman e *Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi formam híbridos naturais nas áreas em que são simpátricas (Lorenzi et. al, 2010). Existe a possibilidade, portanto, de que os besouros tenham sido coletados em um híbrido.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

ARGENTINA. Buenos Aires: Buenos Aires Capital (1♂ 2 sexo indet. MACN); Buenos Aires, San Fernando (6♂ 5♀ 2 sexo indet. MLPA); Bahia Banca (1♂ MACN); Delta (19♂ 13♀ 122 sexo indet. MACN); Delta Rio Chama (4♂ 1 sexo indet. MACN); Delta Parana-Guazú (1♀ AMNH, 7♂ 7♀ 6 sexo indet. MACN, 1♂ 2♀ MLPA); Las Conchas (2♂ 1♀ MACN); Tigre (1 sexo indet. MACN, 1 sexo indet. MLPA); sem localidade precisa (1♀ 3 sexo indet. MACN, 5♂ 10 ♀ MLPA). **Chaco:** Colonia Benitez (1 sexo indet. MACN). **Misiones:** Arroyo Uruguayi, Departamento Iguazu (1♂ MACN); Santa Maria, Departamento Concepción (7♂ 11♀ 86 sexo indet. MACN); Puerto Londero (3♂ 7♀ MACN); San Ignacio (1 sexo indet. MACN). **Sem localidade precisa:** (1 sexo indet. MACN).

BRASIL. Mato Grosso do Sul: Riacho do Herval, Rio Paraná (1♀

MZSP). **Minas Gerais:** Camanducaia [antiga Vila Monte Verde] (1♂ MZSP); Indianópolis, Fazenda Bela Tanda (1♀ IGGT); Serra do Caraça (3♂ 2♀ MZSP). **Paraná:** Arapongas (1♂ DZUP 1♂ MNRJ); Curitiba (8 sexo indet. AMNH); Foz do Iguaçu (3♂ DZUP); Londrina (1♂ MZSP); Quatro Barras (1♀ DZUP). **Rio de Janeiro:** Itatiaia [antiga Itatiaya] (1♀ AMNH, 2♂ 3♀ MNRJ); Rio de Janeiro, Corcovado (2♂ 3♀ DZUP, 1♂ MACN, 1♂ 2♀ MNRJ, 13♂ 25♀ MZSP) **Santa Catarina:** Corupá (7 sexo indet. AMNH, 1 ♀ AMNH); Porto União, Santa Cruz do Timbó [antiga Caúna] (29 sexo indet. AMNH); São Bento do Sul [antiga Rio Natal] (1 sexo indet. AMNH); São Bento do Sul [antiga Rio Vermelho] (40 sexo indet. AMNH, 1♀ DZUP, 38♂ 50♀ MZSP); Seara [antiga Nova Teutônia] (235 sexo indet. AMNH, 11♂ 7♀ AMNH, 3♂, 3♀ DZUP, 5♀ MZSP); Timbó (3♂ 3♀ MZSP); sem localidade precisa (6♀ MNRJ). **São Paulo:** Barueri (1♀ MNRJ, 25♂ 37♀ MZSP); Botucatu, Capivara (2♀ IGGT); Botucatu, Pardinho (1♂ 5♀ IGGT); Cotia (1♂ MZSP); Guarulho, Sítio Bananal (3♂ 7♀ MZSP); Itu, Fazenda Pau d'Alho (3♀ MZSP); Presidente Epitácio, Rio Paraná (1♀ MZSP); São Paulo, Cantareira (1♀ MZSP); São Paulo, Horto Florestal (1♂ MZSP); São Paulo, Ipiranga (2♂ MZSP); São Paulo, Santana (24♂ 13♀ MZSP); São Paulo, Santo Amaro (1♂ MZSP); São Roque (1♀ MZSP). **Sem localidade precisa** (1♂ 1♀ DEI, 2♂ 1♀ MZSP).

PARAGUAI. Sem localidade precisa (1♀ DEI).

URUGUAI. Montevideo: Montevideo (1♀ MACN, 1♂ MLPA); Montevideo, Sayago (3 sexo indet. AMNH, 3♂ 11♀ MACN, 1♂ MLPA)

SEM LOCALIDADE (3♂ 1 sexo indet. MACN).

LOCALIDADES DUVIDOSAS. Ceará: Carquejo (1♂ 2♀ MZSP).

DATAS DE COLETA

Todos os meses do ano.

Anchylorhynchus vittipennis Voss, 1943

Figuras 2.79, 2.134-2.135, 2.138, 2.169, 2.194, 2.245-2.246.

Ancylorrhynchus vittipennis Voss, 1943:64, Fig. (descrição em chave).
Holótipo: Macho, São Paulo, 1911, R. Fischer. Depositado no DEI, examinado.

Anchylorhynchus vittipennis; Vaurie, 1954:38 (revisão); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.).

Ancylorrhynchus nigripennis Voss, 1943:62 (descrição em chave)
[sinonimizado por Vaurie, 1954:38] Holótipo destruído (segundo Vaurie, 1954).

Anchylorhynchys nigripennis; Vaurie, 1954:38 (revisão e sinonímia);
Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.).

Ancylorrhynchus lineatus Bondar, 1943b:363 (descrição);
[sinonimizado por Vaurie, 1954:38]. Holótipo: Macho, Brazil, State of Santa Catarina, Maller, em Cocos Romanzoffiana. Depositado no AMNH, examinado.

Anchylorhynchus lineatus; Blackwelder, 1947:827 (cat.); Vaurie, 1954:38 (revisão, sinonímia e designação de lectótipo); Wibmer & O' Brien, 1986:196 (cat.).

REDESCRIPÇÃO

MACHOS – **Tamanho** (comp. élitros + pronoto) 4.8–5.5 mm.

CABEÇA. **Rostro** 1.4–1.6 vezes mais longo que o pronoto; 1.2–1.3 vezes mais largo no ápice do que na base; com tegumento castanho a preto; com sete carenas longitudinais (incluindo aquelas acima dos

escrobos), bem destacadas até próximo à base; com escrobo paralelo ao rostro; com ápice coberto com microcerdas; com áreas entre as carenas dorsais cobertas com cerdas amareladas, escamiformes na base e distintamente mais finas em direção ao ápice, direcionadas à carena central. **Olhos** 1.3–1.4 vezes mais altos do que largos; 0.6–0.7 vezes mais separados acima do que abaixo. **Cabeça** com tegumento castanho, igual ou mais claro que o do rostro; coberta por escamas somente ao redor dos olhos e nas laterais e microcerdas no restante; com escamas direcionadas a um ponto basal com relação à depressão inter-ocular, com escamas amareladas e microcerdas escuras. **Antena** com escapo reto, atingindo ou quase atingindo a margem dos olhos; com primeiro antenômero do funículo apenas um pouco mais largo que o segundo; com segundo antenômero do funículo aproximadamente tão longo quanto o primeiro, cerca de 1,5 vezes mais longo que o terceiro; com sexto antenômero do funículo mais longo do que largo, mais estreito que a clava; com clava aproximadamente tão longa quanto os três últimos antenômeros do funículo. **Mandíbula esquerda** com margem externa levemente sinuosa; com uma cerda dorsal; com dente externo com ápice um tanto obtuso, formando uma curva abrupta com a margem externa; com dente interno inexistente a fracamente desenvolvido; com região molar não-sinuosa. **Maxila esquerda** com estipe bastante alongado, contendo uma cerda longa ventral; com complexo gáleo-lacinial não atingindo o ápice do primeiro palpômero; com palpígero com porção ventral transversal, com base da porção dorsal formando um ângulo agudo; com primeiro palpômero com duas cerdas apicais, mais curtas do que a largura do palpômero; com segundo palpômero aproximadamente tão longo quanto o primeiro. **Lábio** com pré-mento aproximadamente 1,5 vezes mais largo do que longo, com margens laterais divergentes na região mediana, formando um ângulo reto na região látero-apical, com duas faixas

obíquas de cerdas na região dorsal; com lígula presente e com comprimento menor que a metade do pré-mento; com palpos separados por aproximadamente metade da largura do palpômero I; com palpômero I transversal; com palpômero II mais curto que o palpômero III; com palpômero III com uma cerda lateral.

TÓRAX. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.7 vezes o comprimento; com margem posterior não lobada no meio; com margens laterais, em vista dorsal, regularmente convergentes desde a base, sem constrição apical ou com uma leve constrição apical; com tegumento castanho, semelhante ao da cabeça; coberto por escamas nas laterais e microcerdas no disco; com microcerdas do disco amareladas e faixas longitudinais de escamas amarelas e pretas nas laterais; escamas da linha longitudinal central direcionadas ao centro ou ao ápice. **Profêmur** aproximadamente 3 vezes mais longo do que largo em vista lateral; aproximadamente 2,5 vezes mais largo que a protíbia em vista lateral; com margens dorsal e ventral igualmente encurvadas, aproximadamente simétricas; com dente bem evidente. **Protarso** com tarsômero I aproximadamente tão longo quanto o tarsômero III; com os dois tarsômeros proximais mais longos do que largos; coberto ventralmente com cerdas curtas e densos. **Escutelo** 0.6–0.8 vezes mais longo do que largo; com tegumento castanho, mais claro que o dos élitros; com escamas castanhas. **Élitros** 1.5–1.6 vezes mais largos que o pronoto; 1.4–1.5 vezes mais longos do que largos; 3.6–4.0 vezes mais longos que o pronoto; com úmeros, em vista dorsal, arredondados; com margens laterais mais largas da região mediana; com escamas totalmente escuras ou com faixas longitudinais claras nos intervalos pares; com epipleura com inflexão bem marcada no intervalo IX, coberta com escamas que seguem o padrão de cor do restante do élitro. **Região ventral** com tegumento de cor variável, de amarelado a preto; coberta com cerdas de

cor similar ou somente um pouco mais claras que as do pronoto. **Hipômero** com cobertura esparsa, não cobrindo a maior parte do tegumento; com escamas de tamanho semelhante às do pronoto, com ápice truncado; com escamas próximas das cavidades coxais maiores que as demais. **Prosterno** com comprimento 0.9–1.2 vezes a largura das coxas; com lobos oculares indistintos, sendo a margem apical lateral do protórax regularmente curvada a levemente sinuosa; coberto por escamas sem ou com pouca sobreposição, mais finas que as do pronoto, com ápice truncado. **Metepisterno** com escamas não-sobrepostas a sobrepostas somente próximo à margem anterior. **Metasterno** com concavidade central bem marcada; centro da concavidade coberto com pelos.

ABDÔMEN. **Ventritos III-V** cobertos com cerdas eretas. **Edeago** cerca de 3 vezes mais longo do que largo; aproximadamente 5 vezes mais longo do que alto; levemente alargado na região da abertura; com ápice constrito; com placa ventral bastante fina e pouco esclerotizada, se estendendo por cerca de 0,2 vezes o comprimento dos apódemas. **Apódemas** aproximadamente 3 vezes mais longos que o edeago. **Endofalo** com um par de bolsas membranosas contendo microtríquias divergindo próximo ao esclerito basal; com microtríquias da porção apical não dispostas em feixes.

FÊMEAS – **Tamanho** 4.9–5.6 mm.

Rostro 1.4–1.5 vezes mais longo que o pronoto; 1.1–1.3 vezes mais largo no ápice do que na base. **Olhos** 1.3–1.5 vezes mais altos do que largos; 0.6–0.9 vezes mais separados acima que abaixo. **Pronoto** com largura na base 1.6–1.7 vezes o comprimento. **Prosterno** com comprimento 1.0–1.1 vezes a largura das coxas. **Escutelo** 0.8–1.0 vezes mais longo do que largo. **Élitros** 1.3–1.7 vezes mais largos que o pronoto; com comprimento 1.4–1.6 vezes a largura; 4.2–4.3 vezes mais longos que o pronoto. **Ventritos III-V** com cerdas prostradas. **Ventritos**

III e IV com margem posterior levemente sinuosa e atingindo o meio do segmento.

DISCUSSÃO

O dente interno da mandíbula pouco desenvolvido posiciona essa espécie no clado H. As escamas da cabeça reduzidas a posicionam em um grupo monofilético junto com *A. aegrotus* e *A. variabilis*. O formato do pronoto, a presença de pelos no metasterno e nos ventritos de ambos os sexos e os ventritos III-IV das fêmeas fortemente retraídos e com margem posterior sinuosa, entre outros 16 caracteres, sustentam a sua relação de grupo-irmão com *A. variabilis*. Essa espécie se distingue, contudo, pelas escamas muito reduzidas no disco do pronoto, evidenciando as pontuações.

DISTRIBUIÇÃO

Florestas nos estados de São Paulo a Santa Catarina (Fig. [2.252](#)).

PLANTA HOSPEDEIRA

Possivelmente, *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman.

Bondar (1943b) afirma haver recebido os espécimes de *A. lineatus* do sul do Brasil de A. Maller, J. Moure e R. Lange, coletados em flores de palmeira, “evidentemente, *Cocos romanzoffiana* Chamiso”. Como ele não fornece os critérios que o levaram a acreditar que a palmeira se tratava de *Cocos romanzoffiana* Chamiso e não há qualquer registro posterior sobre a palmeira hospedeira, incluindo-se os rótulos dos espécimes estudados, considero que a informação ainda necessita de confirmação.

ESPÉCIMES EXAMINADOS

BRASIL. Paraná: Curitiba (1♀ DZUP); Morretes, IAPAR (1♀ DZUP).

Santa Catarina: Itajaí (1♀ MZSP); São Bento do Sul [antiga Rio

Vermelho] (2♂ 4♀ AMNH, 4♂ 4♀ MZSP); Seara [antiga Nova Teutônia] (14♂ 16♀ AMNH); sem localidade precisa (lectótipo ♂ de *A. lineatus*, 2♂ 3♀ paralectótipos de *A. lineatus* AMNH, 3♂ 3♀ AMNH). **São Paulo:** Barueri (3♂ 1♀ MZSP); Porto União, Santa Cruz do Timbó [antiga Caúna] (6♀ AMNH); São Paulo (holótipo ♂ DEI).

SEM LOCALIDADE (1♂ MNRJ, 1♀ MZSP).

DATAS DE COLETA

Outubro a março, julho.

Associação histórica com as palmeiras hospedeiras.

As palmeiras hospedeiras de cada espécie de *Anchylorhynchus* estão indicadas nas respectivas descrições das espécies. Durante as excursões, procurei besouros também em outras espécies de palmeiras, nas quais não encontrei nenhum indivíduo de *Anchylorhynchus*. A [Tabela 2.5](#) lista todas as espécies de palmeiras amostradas por mim, bem como o número de coletor das escicatas no herbário SPF. Essas informações se somam às disponíveis na literatura, que restringem as espécies de *Anchylorhynchus* a palmeiras dos gêneros *Oenocarpus*, *Cocos*, *Butia* e *Syagrus*. É possível, contudo, que nem todas as espécies de cada um dos gêneros possua uma espécie de *Anchylorhynchus* hospedeira, o que pode ser confirmado com amostragens mais intensas. Todas as palmeiras nas quais são encontradas as espécies de *Anchylorhynchus* pertencem à subfamília Arecoideae, que constitui um grupo monofilético (Baker *et al.*, 2009; Hahn, 2002). O gênero *Oenocarpus* está classificado na tribo Euterpeinae, enquanto que as demais espécies pertencem à tribo Butiinae. A separação entre ambas as tribos é basal dentro da diversa subfamília, de modo que é altamente improvável que o ancestral comum de *Anchylorhynchus* já estivesse presente no ancestral comum de Arecoideae. *Syagrus* e *Cocos* constituem grupos-irmãos, separados há

cerca de 35 milhões de anos. Já *Butia* pertence a um clado diferente dentro da tribo Butiinae, que contém diversos gêneros nos quais não se observam espécies de *Anchylorhynchus* e se separou de *Syagrus* + *Cocos* há cerca de 38 milhões de anos (Meerow *et al.*, 2009).

Em conjunto, os dados indicam que a presença de *Anchylorhynchus* nos gêneros de palmeiras nos quais é encontrado dificilmente deriva de ancestralidade comum, sendo resultado da colonização de novos hospedeiros. Dentro de cada gênero, a história de *Anchylorhynchus* com suas palmeiras parece ser relativamente complexa, já que há espécies de besouros encontradas em uma única espécie de palmeira e outras mais generalistas. Além disso, a minha amostragem em campo indica que nem todas as espécies de *Butia* e *Syagrus* possuem espécies de *Anchylorhynchus* hospedeiras. A falta de uma amostragem adequada, contudo, em conjunto com a falta de filogenias das palmeiras em nível de espécie, impede um estudo mais detalhado.

Em nível genérico, a otimização das palmeiras sobre a filogenia de *Anchylorhynchus* revela uma história relativamente simples da relação entre os organismos (Figura 2.). Originalmente, *Anchylorhynchus* estava associado a *Syagrus*. No ancestral comum do clado *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus*, houve uma transição para *Oenocarpus* e no ancestral comum do clado F houve uma transição para *Butia*. Não há filogenias datadas de *Oenocarpus*, porém a filogenia de Butiinae indica que o gênero *Syagrus* é mais antigo do que *Butia*. Segundo os resultados obtidos por Meerow *et al.* (2009), os gêneros se originaram há 27 milhões de anos e 3 milhões de anos, respectivamente. Assim, a sequência de transição de *Syagrus* para *Butia* é congruente com a história das palmeiras.

A transição para *Butia* em *A. variabilis*, se confirmada, é independente daquela do clado F. Finalmente, a presença de *A.*

trapezicollis em *Cocos* representa uma invasão relativamente recente, restrita a essa espécie.

Tabela 2.5 Palmeiras amostradas durante o estudo, com respectivos número de coletor. Nas amostras marcadas com asterisco não foram encontrados indivíduos de *Anchylorhynchus*. Todas as plantas depositadas em herbário foram identificadas por A. C. Marcato.

Palmeira	Localidade	Número no SPF
<i>Acrocomia aculeata</i> *	Chapada dos Guimarães - MT	B. A. S. Medeiros 31
<i>Astrocaryum campestre</i> *	Caetité – BA	B. A. S. Medeiros 3
<i>Attalea geraensis</i>	Grão Mogol – MG	Não depositado
<i>Butia archeri</i>	Diamantina-MG	Não depositado
<i>Butia capitata</i>	Grão Mogol – MG	B. A. S. Medeiros 20
<i>Butia capitata</i> *	Montezuma – MG	B. A. S. Medeiros 16
<i>Butia catarinensis</i>	Florianópolis – SC	Não depositado
<i>Butia catarinensis</i>	Laguna – SC	Não depositado
<i>Butia eriospatha</i>	São Paulo – SP	Não depositado
<i>Euterpe edulis</i> *	Florianópolis – SC	Não depositado
<i>Syagrus comosa</i>	Chapada dos Guimarães - MT	B. A. S. Medeiros 30
<i>Syagrus comosa</i>	Cuiabá – MT	B. A. S. Medeiros 28-29
<i>Syagrus coronata</i>	Andaraí – BA	Não depositado
<i>Syagrus coronata</i>	Montezuma – MG	Não depositado
<i>Syagrus coronata</i> *	Lagoa Real – BA	Não depositado
<i>Syagrus flexuosa</i> *	Águas Vermelhas – MG	B. A. S. Medeiros 1
<i>Syagrus glaucescens</i>	Diamantina – MG	B. A. S. Medeiros 22
<i>Syagrus glaucescens</i>	Serra do Cipó – MG	B. A. S. Medeiros 27
<i>Syagrus harleyi</i> *	Mucugê – BA	B. A. S. Medeiros 12
<i>Syagrus petraea</i> *	Mato Verde – MG	B. A. S. Medeiros 18
<i>Syagrus petraea</i> *	Mucugê – BA	B. A. S. Medeiros 14
<i>Syagrus pleioclada</i>	Serra do Cipó – MG	B. A. S. Medeiros 25
<i>Syagrus werdermani</i> *	Lagoa Real – BA	B. A. S. Medeiros 5

A quantidade de mudanças de hospedeiro relativamente baixa observada em *Anchylorhynchus* contrasta com o padrão que Franz & Valente (2005) observaram em *Celetes*. Esse último gênero é encontrado em oito gêneros diferentes de palmeira, e observa-se diversas instâncias de troca de hospedeiro. A fitofagia e as trocas de hospedeiros já foram postulados como processos que podem explicar a alta diversidade de curculionídeos (McKenna *et al.*, 2009; Marvaldi *et al.*, 2002; Farrell, 1998). Certamente, a riqueza de ambos os gêneros ainda é largamente desconhecida. Estudos futuros, com um melhor conhecimento dessa diversidade e datação da origem dos grupos, podem elucidar se a maior

quantidade de trocas de hospedeiro em *Celetes* está relacionada à sua maior diversidade.

Figura 2.247 Otimização do caráter “gênero de palmeira hospedeira” sobre a filogenia de *Anchylorhynchus*. Nesta reconstrução, somente foram usadas as informações da literatura que considerei confiáveis (ver texto sobre plantas hospedeiras nas descrições das espécies). As plantas hospedeiras do grupo externo foram retiradas da literatura (Franz & Valente, 2005) e dos rótulos dos espécimes. Os seguintes terminais foram marcados como dados ausentes: *A. sp. nov. 6*, *A. minimus*, *A. sp. nov. 1*, *A. bucki* e *A. vittipennis*.

Figura 2.248 Distribuição de espécies de *Anchylorhynchus*. ○ *A. aegrotus*, □ *A. sp. nov. 7*. **Figura 2.249** ○ *A. sp. nov. 8*, ● *A. albidus*, □ *A. bucki*, ■ *A. minimus*, △ *A. burmeisteri*.

Figura 2.250 ○ *A. camposi*, □ *A. tremolerasi*, ■ *A. sp. nov. 4*, △ *A. sp. nov. 3*. **Figura 2.251** ● *A. sp. nov. 6*, □ *A. variabilis*, △ *A. trapezicollis*.

Figura 2.252 ○ *A. sp. nov. 5*, ● *A. amazonicus*, □ *A. vittipennis*, ■ *A. sp. nov. 1*, ▲ *A. bicarinatus*. **Figura 2.253** ○ *A. tricarinatus*, ● *A. bicolor*, □ *A. sp. nov. 2*.

Biogeografia

Para a análise de dispersão-vicariância, foram utilizadas as 9 árvores que possuem um **fit** até 0,1 unidade maior do que a árvore mais parcimoniosa da análise combinada. As únicas diferenças com relação à árvore mais parcimoniosa ocorrem dentro do clado K. As áreas atribuídas aos terminais estão listadas na [Tabela 2.6](#) e a distribuição das espécies de *Anchylorhynchus* nas Figuras [2.248-2.253](#).

Tabela 2.6 Áreas atribuídas a cada terminal da análise de dispersão-vicariância. A análise foi feita no nível das sub-regiões geográficas da região Neotropical, porém são apresentadas também as províncias. Na análise segundo as áreas propostas por Nihei e de Carvalho (2007), todas as espécies presentes na sub-região amazônica foram atribuídas à área Amazônia (oeste). A única exceção é *A. amazonicus*, presente no sudeste amazônico. A distribuição de *An. bondari* foi obtida dos rótulos dos espécimes depositados no MZSP, a de *Elaeidobius* de Alonso-Zarazaga & Lyal (1999) e as das espécies de *Celetes* de Valente (2005).

Terminal	Sub-regiões segundo Morrone (2001)	Províncias segundo Morrone (2001)
<i>An. bondari</i>	Paranaense	Mata atlântica
<i>E. kamerunicus</i>	Região Etiópica	-
<i>E. subvittatus</i>	Região Etiópica	-
<i>C. langei</i>	Paranaense	Mata atlântica, Mata de araucárias, Mata paranaense.
<i>C. binotatus</i>	Amazônica, Chaquenha, Paranaense	Mata atlântica, Mata de araucárias, Mata paranaense, Cerrado, Várzea, Yungas
<i>A. albidus</i>	Chaquenha	Caatinga
<i>A. sp. nov. 7</i>	Amazônica	Napo
<i>A. sp. nov. 9</i>	Amazônica	Napo
<i>A. camposi</i>	Chaquenha, Paranaense	Caatinga, Cerrado, Mata paranaense
<i>A. amazonicus</i>	Amazônica	Tapajós-Xingu
<i>A. sp. nov. 5</i>	Chaquenha	Cerrado
<i>A. sp. nov. 2</i>	Chaquenha, Paranaense	Cerrado, Mata paranaense
<i>A. sp. nov. 8</i>	Amazônica	Napo
<i>A. sp. nov. 3</i>	Chaquenha	Cerrado
<i>A. trapezicollis</i>	Chaquenha, Paranaense	Caatinga, Mata atlântica
<i>A. sp. nov. 6</i>	Chaquenha	Cerrado
<i>A. minimus</i>	Paranaense	Mata atlântica, Mata de araucárias, Mata paranaense
<i>A. bicarinatus</i>	Amazônica, Caribenha	Amapá, Roraima, Pantanal, Napo, Leste da América Central
<i>A. tricarinatus</i>	Amazônica	Napo, Roraima
<i>A. sp. nov. 1</i>	Amazônica	Yungas
<i>A. burmeisteri</i>	Chaquenha	Pampas
<i>A. tremolerasi</i>	Chaquenha, Paranaense	Pampas, Mata de araucárias, Mata atlântica
<i>A. bicolor</i>	Chaquenha, Paranaense	Cerrado, Chaco, Pampas, Mata paranaense
<i>A. sp. nov. 4</i>	Chaquenha	Cerrado
<i>A. bucki</i>	Paranaense	Mata paranaense
<i>A. aegrotus</i>	Chaquenha, Paranaense	Cerrado, Chaco, Pampas, Mata atlântica, Mata paranaense, Mata de araucárias
<i>A. variabilis</i>	Chaquenha, Paranaense	Cerrado, Chaco, Pampas, Mata atlântica, Mata paranaense, Mata de araucárias
<i>A. vittipennis</i>	Paranaense	Mata atlântica, Mata de araucárias

Segundo a reconstrução utilizando as áreas de Morrone (2001), o ancestral comum de *Anchylorhynchus* estaria presente em uma área ancestral composta pelas atuais sub-regiões Amazônica e Chaquenha (Figura 2.254). A cladogênese entre *A. albidus* e o restante das espécies envolveu um processo de vicariância, de modo que o ancestral das espécies do clado A estava presente somente na sub-região Amazônica.

Dentro desse grupo, o ancestral do clado B expandiu sua distribuição para a sub-região Paranaense, enquanto que o ancestral do clado J se expandiu para a sub-região Chaquenha. No primeiro grupo, há um evento de vicariância, ficando *A. minimus* na sub-região Paranaense e seu grupo irmão na sub-região Amazônica. O ancestral do clado *A. tricarinatus* + *A. bicarinatus* surge de uma especiação simpátrica na mesma região, e a expansão de *A. bicarinatus* para a sub-região Caribenha é um evento de dispersão restrito a essa espécie.

Há três reconstruções igualmente plausíveis para o ancestral do clado D, que estaria presente nas sub-regiões Paranaense e Amazônica, ou Chaquenha e Amazônica, ou nas três. Em qualquer um dos cenários, um evento de vicariância (e uma possível dispersão), separam *A. sp. 1* na sub-região Amazônica e seu grupo-irmão nas sub-regiões Paranaense e Chaquenha. Há, então, um novo evento de vicariância entre as sub-regiões Chaquenha e Paranaense, sendo que o ancestral do clado H permanece na primeira e o do clado F na última. Dentro dos dois grupos, algumas espécies dispersaram novamente para as sub-regiões Chaquenha ou Paranaense.

Dentro do clado J, observa-se uma vicariância que separa o clado *A. sp. nov. 7* + *A. sp. nov. 9* na sub-região Amazônica e o clado K na sub-região Chaquenha. Há dois eventos independentes de dispersão para a sub-região Amazônica: um no ancestral do clado *A. amazonicus* + *A. sp. nov. 5* e o outro no ancestral comum do clado N ou (menos

provavelmente) no ancestral comum do clado M. Depois desse último evento, há uma nova vicariância que separa *A. sp. 8* na sub-região Amazônica e o clado O na sub-região Chaquenha. *A. amazonicus* e *A. sp. 5* também são separados por um evento de vicariância entre as duas sub-regiões. Finalmente, alguns dos terminais se dispersam independentemente para a sub-região Paranaense.

Quando se utiliza as áreas propostas por Nihei & de Carvalho (2007), o padrão é bastante semelhante, mas o ancestral de *Anchylorhynchus* está restrito somente ao oeste amazônico (Figura 2.255). A única espécie encontrada no sudeste amazônico é *A. amazonicus*, sendo sua distribuição resultado de uma dispersão ancestral desde a região Chaquenha.

As 6 dispersões observadas em 22 eventos de cladogênese (sem contar aquelas que ocorreram nos terminais) evidenciam que a história de *Anchylorhynchus* não é totalmente compatível com a das áreas onde as espécies são encontradas. Morrone (2006) postulou que a sub-região Chaquenha teria surgido durante o terciário, com a separação da floresta contínua formada pelas sub-regiões Amazônica e Paranaense. A presença do ancestral de *Anchylorhynchus* somente nas sub-regiões Chaquenha e Amazônica indica que o gênero possa ter surgido somente depois que essa configuração já estivesse formada. A sub-região Paranaense e o sudeste da Amazônia são colonizados somente posteriormente, em vários eventos de dispersão. Isso corrobora a ideia que o sudeste da Amazônia tenha uma história distinta do restante da Amazônia, resultado já obtido por Amorim & Pires (1996) e Nihei & de Carvalho (2007).

As relações entre o sudeste da Amazônia e outras áreas obtidas em ambos os estudos, contudo, não são corroboradas pelo padrão aqui encontrado. O único evento de vicariância observado entre o sudeste da Amazônia e outra região é aquele entre as espécies do clado *A.*

amazonicus + *A. sp. nov. 5*, que divide o sudeste da Amazônia e a sub-região Chaquenha. Esse evento é incongruente tanto com o cladograma proposto por Amorim & Pires (1996) quanto o obtido por Nihei & de Carvalho (2007) utilizando as mesmas áreas deste estudo. No primeiro caso, postulou-se uma relação entre o sudeste de Amazônia e a Mata Atlântica (parte da sub-região paranaense). No segundo, encontrou-se uma relação mais próxima entre as sub-regiões Paranaense e Chaquenha, com o sudeste da Amazônia sendo o grupo-irmão das duas áreas.

A filogenia de *Anchylorhynchus* recupera um padrão já observado por Costa (2003). Trabalhando com diversos grupos de mamíferos, ela observou que, na maioria dos casos, os táxons mais basais das filogenias eram os amazônicos, enquanto que aqueles encontrados no cerrado ou na mata atlântica em geral ocupavam posições menos inclusivas. Apesar de a maioria das espécies conhecidas de *Anchylorhynchus* estar distribuída pelas sub-regiões Paranaense e Chaquenha, o ancestral comum de quase todas as espécies do grupo (clado A) estava presente exclusivamente na região Amazônica. Durante sua evolução, o grupo ocupou, por dispersão, as sub-regiões Paranaense e Chaquenha, sendo que um clado evoluiu principalmente na porção norte das duas áreas (clado K) e outro principalmente na porção mais ao sul (clado D).

Figura 2.254 Reconstrução da história biogeográfica de *Anchylorhynchus* utilizando a análise de dispersão-vicariância e as áreas propostas por Morrone (2001). Cada Gráfico de pizza mostra a proporção das reconstruções com menor custo que recupera cada área. Símbolos sobrepostos correspondem a áreas ancestrais formadas pelas áreas correspondentes a cada símbolo. Quando um determinado nó não está presente em todas as árvores utilizadas, o número próximo ao gráfico de pizza indica o percentual das árvores que contém aquele nó. **Figura 2.255** Reconstrução utilizando as áreas modificadas de Nihei & de Carvalho (2007). São utilizadas as mesmas convenções que na figura anterior.

CONCLUSÕES

A análise filogenética de *Anchylorhynchus* confirmou que o gênero se trata de um grupo monofilético, suportado por diversas sinapomorfias. Não foram, portanto, propostas mudanças taxonômicas no nível genérico. Foram descritas nove espécies novas e reconhecidos quatro sinônimos novos, passando o gênero a incluir 24 espécies.

As informações presentes na literatura sobre a biologia de *Anchylorhynchus*, incluindo suas palmeiras hospedeiras, foram revisadas criticamente e complementadas por observações novas. As espécies de *Anchylorhynchus* estão associadas a palmeiras dos gêneros *Syagrus*, *Butia*, *Oenocarpus* e *Cocos*. A associação com *Syagrus* é ancestral, e ocorrem duas transições independentes para *Butia*, uma para *Oenocarpus* e uma para *Cocos*. Observou-se, portanto, poucos eventos de mudança de hospedeiro em nível genérico, o que pode estar relacionado à menor diversidade de espécies com relação a um grupo próximo e com mais mudanças (*Celetes*)

Quanto ao comportamento, observou-se a ocorrência de estridulação em *Anchylorhynchus*, até então desconhecida para toda a tribo Derelomini. O gênero é um exemplo, raro na família Curculionidae, de gorgulhos com rostro comprido e não-dimórfico, que não é utilizado na preparação do local de postura.

A filogenia obtida para o gênero indica que o ancestral de *Anchylorhynchus* estava presente em uma área composta pelas atuais sub-regiões Chaquenha e Amazônica. Ocorreram diversos eventos de dispersão durante a sua história, que só é parcialmente compatível com a história postulada para as áreas. Particularmente, a história do gênero corrobora a ideia de que a sub-região Amazônica se trata de uma área composta.

REFERÊNCIAS

- Agassiz, L. 1846. *Nomenclator Zoologicus. Nomina Systematica generum animalium. (Nomina Systematica generum coleopterorum)*. Soloduri, sumtibus Jent et Gassmann. 170 p. Disponível em <http://biodiversitylibrary.org/page/33663643>. Acesso em 10/05/2011.
- Agassiz, L. 1848. *Nomenclatoris zoologici index universalis*. Soloduri, sumtibus Jent et Gassmann. 1135 p. Disponível em <http://biodiversitylibrary.org/page/1382903>. Acesso em 10/05/2011.
- Aguilar-Medrano, R., Frederich, B., Luna, E. de, & Balart, E. F. 2011. Patterns of morphological evolution of the cephalic region in damselfishes (Perciformes: Pomacentridae) of the Eastern Pacific. *Biological Journal of the Linnean Society* **102**: 593–613.
- Albrecht, G. H., Gelvin, B. R., & Hartman, S. E. 1993. Ratios as a size adjustment in morphometrics. *American journal of physical anthropology* **91**: 441-68.
- Alonso-Zarazaga, M.A., & Lyal, C.H.C. 1999. *A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (Excepting Scolytidae and Platypodidae)*. Barcelona: Entomopraxis. 315 p.
- Amorim, D. S., & Pires, M. R. S. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. In C. E. M. Bicudo & N. A. Menezes (Eds.), *Biodiversity in Brazil, a first approach*. São Paulo: CNPq (pp. 183-219).
- Baker, W. J., Savolainen, V., Asmussen-Lange, C. B., Chase, M. W., Dransfield, *et al.* 2009. Complete Generic-Level Phylogenetic Analyses of Palms (Arecaceae) with Comparisons of Supertree and Supermatrix Approaches. *Systematic Biology* **58**: 240-256.
- Bivort, B. L. de, Clouse, R. M., & Giribet, G. 2010. A morphometrics-based phylogeny of the temperate Gondwanan mite harvestmen (Opiliones, Cyphophthalmi, Pettalidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*.
- Blackwelder, R. E. 1947. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. *United States National Museum Bulletin* **185**: 791-811. Disponível em <http://biodiversitylibrary.org/page/7877145>. Acesso em 10/05/2011.

- Bondar, G. 1940a. *Insetos Nocivos e Moléstias do Coqueiro (Cocos nucifera) no Brasil*. Salvador: Tip. Naval. 156 p.
- Bondar, G. 1940b. Notas Entomológicas da Bahia. VI. *Revista de Entomologia* **11**: 842-861.
- Bondar, G. 1941a. Notas Entomológicas da Bahia. VII. *Revista de Entomologia* **12**: 268-303.
- Bondar, G. 1941b. Notas Entomológicas da Bahia. VIII. *Revista de Entomologia* **12**: 427-470.
- Bondar, G. 1943a. Notas Entomológicas da Bahia XII. *Revista de Entomologia* **14**: 85-134.
- Bondar, G. 1943b. Notas Entomológicas da Bahia. XIII. *Revista de Entomologia* **14**: 337-388.
- Bondar, G. 1950. Notas Entomológicas da Bahia. XXII. *Revista de Entomologia* **21**: 449-480.
- Bruch, C. 1915. Catálogo sistemático de los Coleópteros de la República Argentina. Pars VII. *Revista del Museo de La Plata* **19**: 401-441.
- Castelnau, F. comte de. 1840. *Histoire Naturelle des insectes, coléoptères*. Vol. 2. Paris: P. Dumménil Éditeur. pp. 273-563. Disponível em <http://biodiversitylibrary.org/page/25581418>. Acesso em 10/05/2011.
- Clouse, R. M., Bivort, B. L. de, & Giribet, G. 2009. A phylogenetic analysis for the South-east Asian mite harvestman family Stylocellidae (Opiliones: Cyphophthalmi) – a combined analysis using morphometric and molecular data. *Invertebrate Systematics* **23**: 515.
- Coleman, C. O. 2003. “Digital inking”: how to make perfect line drawings on computers. *Organisms Diversity & Evolution* **3**: 303-304.
- Coleman, C. O. 2009. Drawing setae the digital way. *Zoosystematics and Evolution* **85**: 305 -310.
- Coleman, C. O. 2006. Substituting time-consuming pencil drawings in arthropod taxonomy using stacks of digital photographs. *Zootaxa* **1360**: 61-68.

- Costa, L. P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography* **30**: 71-86.
- Dallwitz, M. J. 2000. CSIRO Delta for Windows. Disponível em <http://delta-intkey.com>. Acesso em 10/05/2011.
- Dallwitz, M. J., Paine, T. A., & Zurcher, E. J. 1999. User's guide to the DELTA Editor. Disponível em <http://delta-intkey.com>. Acesso em 10/05/2011.
- Dallwitz, M. J., Paine, T. A., & Zurcher, E. J. 1993. User's guide to the DELTA System: a general system for processing taxonomic descriptions. 4th edition.
- Davis, S. 2009. Morphology of Baridinae and related groups (Coleoptera, Curculionidae). *ZooKeys* **10**: 1-136.
- Dejean, P. F. M. A. comte. 1833. Catalogue des coléoptères de la collection de M. le comte Dejean. In Paris: Chez Méquignon-Marvis Père et Fils. 443 p. Disponível em <http://biodiversitylibrary.org/page/9322478>. Acesso em 10/05/2011.
- Evenhuis, N. L. 2007. Abbreviations of insect and spider collections of the world. Disponível em <http://hbs.bishopmuseum.org/codens/codens-inst.html>. Acesso em 10/05/2011.
- Farrell, B. D. 1998. "Inordinate fondness" explained: why are there so many beetles? *Science* **281**: 555-559.
- Faust, J. 1894. Russelkafer der alten und neuen Welt. *Stettiner Entomologische Zeitung* **55**.
- Franz, N. M. 2006. Towards a phylogenetic system of derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Systematic Entomology* **31**: 220-287.
- Franz, N. M., & Valente, R. M. 2005. Evolutionary trends in derelomine flower weevils (Coleoptera : Curculionidae): from associations to homology. *Invertebrate Systematics* **19**: 499.

- Gemminger, M., & Harold, B. 1871. *Catalogus Coleopterorum*. Vol. 8. Paris: Sumptu E. H. Gummi. pp. 2181-2682. Disponível em <http://biodiversitylibrary.org/page/9649110>. Acesso em 10/05/2011.
- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* **9**: 83–91.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M. J., & Szumik, C. A. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* **19**: 324–332.
- Goloboff, P. A., Mattoni, C. I., & Quinteros, A. S. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* **22**: 589-601.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* **24**: 774-786.
- Gottsberger, G., & Silbauer-Gottsberger, I. 2006. *Life in the Cerrado*. Ulm (Alemanha): Reta Verlag.
- Gunn, B. F. 2004. The phylogeny of the Cocoeae (Arecaceae) with emphasis on *Cocos nucifera*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **91**: 505–522.
- Hadley, A. 2008. CombineZM. Disponível em <http://hadleyweb.pwp.blueyonder.co.uk/CZM/News.htm>. Acesso em 10/02/1009.
- Hahn, W. J. 2002. A phylogenetic analysis of the Arecoide Line of palms based on plastid DNA sequence data. *Molecular phylogenetics and evolution* **23**: 189-204.
- Henderson, A. 2008. A Phylogenetic Analysis of the Euterpeinae (Palmae; Arecoideae; Areceae) Based on Morphology and Anatomy. *Brittonia* **51**: 106-113.
- Henderson, A., Galeano, G., & Bernal, R. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton (EUA):Princeton Univ Press. 352 p.
- Hustache, A. 1937. Curculionides Nouveaux de L'Uruguay. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* **9**: 7-11.
- Hustache, A. 1940. Curculionides nouveaux du Brèsil. *Revista de Entomologia* **11**: 690-713.

- Kuschel, G. 1995. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies. *Memoirs of the Entomological Society of Washington* **14**: 5-33.
- Lacordaire, T. 1863. *Histoire naturelle des insectes, vol. 8* Paris: Librairie Encyclopedique de Roret. pp. 2181-2668. Disponível em <http://biodiversitylibrary.org/page/9649110>. Acesso em 10/05/2011.
- Lewis, C. E., & Doyle, J. J. 2002. A phylogenetic analysis of tribe Areceae (Arecaceae) using two low-copy nuclear genes. *Plant Systematics and Evolution* **236**: 1-17.
- Lorenzi, H., Souza, H. M. de, Costa, J. T. de M., Cerqueira, L. S. C. de, & Ferreira, E. 2004. *Palmeiras Brasileiras e Exóticas Cultivadas*. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum. 432 p.
- Lorenzi, H., Noblick, L., Kahn, F., & Ferreira, E. 2010. *Flora brasileira: Arecaceae - Palmeiras*. Nova Odessa, SP: Editora Plantarum. 384 p.
- Lyal, C. H. C., & King, T. 1996. Elytro-tergal stridulation in weevils (Insecta: Coleoptera: Curculionoidea). *Journal of Natural History* **30**: 703-773.
- Maddison, W. P., & Maddison, D. R. 2010. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Versão 2.74. Disponível em <http://mesquiteproject.org>. Acesso em 10/05/2011.
- Marvaldi, A. E., Sequeira, A. S., O'Brien, C. W., & Farrell, B. D. 2002. Molecular and morphological phylogenetics of weevils (coleoptera, curculionoidea): do niche shifts accompany diversification? *Systematic biology* **51**: 761-85.
- McKenna, D. D., Sequeira, A. S., Marvaldi, A. E., & Farrell, B. D. 2009. Temporal lags and overlap in the diversification of weevils and flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**: 7083-8.
- Meerow, A. W., Noblick, L., Borrone, J. W., Couvreur, T. L. P., Mauro-Herrera, M., Hahn, W. J., Kuhn, D. N., Nakamura, K., Oleas, N. H., & Schnell, R. J. 2009. Phylogenetic analysis of seven WRKY genes across the palm subtribe Attaleinae (Arecaceae) [corrected] identifies Syagrus as sister group of the coconut. *PloS one* **4**: e7353.

- Mirande, J. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics* **25**: 574-613.
- Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales & Tesis SEA, Vol. 3. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 148 p.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual review of entomology* **51**: 467-94.
- Nihei, S. S., & Carvalho, C. J. B. de. 2007. Systematics and biogeography of Polietina Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology* **32**: 477-501.
- Noblick, L. 1996. Syagrus. *The Palm Journal* **126**: 12-45.
- Núñez-Avellaneda, L. A., & Rojas-Robles, R. 2008. Biología Reproductiva y Ecología de la Polinización de la Palma Milpesos Oenocarpus bataua en los Andes Colombianos. *Caldasia* **30**: 101-125.
- Oberprieler, R., Marvaldi, A. E., & Anderson, R. S. 2007. Weevils, weevils, weevils everywhere. *Zootaxa* **520**: 5326-5326.
- O' Brien, C. W. 1981. A New *Anchylorhynchus* from Panama (Petalochilinae: Curculionidae: Coleoptera). *Annals of Entomological Society of America* **74**: 501-503.
- O' Brien, C. W., & Wibmer, G. J. 1982. Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of North America, Central America, and the West Indies (Coleoptera: Curculionoidea). *Memoirs of the American Entomological Institute* **34**.
- Pascoe, F. P. 1870. I. Contributions towards a knowledge of the Curculionidae. *Zoological Journal of the Linnean Society* **10**: 459-503.
- Queiroz, K. de. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic biology* **56**: 879-86.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-Vicariance Analysis: A New Approach to the Quantification of Historical Biogeography. *Systematic Biology* **46**: 195.

Ronquist, F., 2001. DIVA 1.2. Programa de computador para MacOS e Win32. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.

Schoenherr, C. J. 1833. *Genera et species curculionidum*. vol. 1. Paris. 681 p. Disponível em <http://www.archive.org/details/generaetspeciesc01scho>. Acesso em 10/05/2011.

Schoenherr, C. J. 1836. *Genera et species curculionidum*. vol. 3. Paris. 858 p. Disponível em <http://www.archive.org/details/generaetspeciesc03scho>. Acesso em 10/05/2011.

Schoenherr, C. J. 1843. *Genera et species curculionidum*. vol. 7. Paris. 461 p.

Sereno, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics* **23**: 565-587.

Sherborn, C. D. 1922. *Index Animalium sive Index Nominum Quae ab A.D. MDCCLVIII generibus et speciebus animalium imposita sunt. Sectio Segunda. Part I*. London: Oxford University Press. pp. 1-128. Disponível em http://www.archive.org/details/sil34_02_01. Acesso em 10/05/2011.

Sherborn, C. D. 1923. *Index Animalium sive Index Nominum Quae ab A.D. MDCCLVIII generibus et speciebus animalium imposita sunt. Sectio Segunda. Part II*. London: Oxford University Press. pp. 1074-1195. Disponível em http://www.archive.org/details/sil34_01_02. Acesso em 10/05/2011.

Sherborn, C. D. 1928. *Index Animalium sive Index Nominum Quae ab A.D. MDCCLVIII generibus et speciebus animalium imposita sunt. Sectio Segunda. Part XVII*. London: Oxford University Press. pp. 4195-4450. Disponível em http://www.archive.org/details/sil34_02_17. Acesso em 10/05/2011.

Sherborn, C. D. 1929. *Index Animalium sive Index Nominum Quae ab A.D. MDCCLVIII generibus et speciebus animalium imposita sunt. Sectio Segunda. Part XIX*. London: Oxford University Press. pp. 4691-4930. Disponível em http://www.archive.org/details/sil34_02_19. Acesso em 10/05/2011.

- Sherborn, C. D. 1931. *Index Animalium sive Index Nominum Quae ab A.D. MDCCLVIII generibus et speciebus animalium imposita sunt. Sectio Segunda. Part XXVII*. London: Oxford University Press. pp. 6807-7056. Disponível em http://www.archive.org/details/sil34_02_28. Acesso em 10/05/2011.
- The R Core Development Team. 2006. R 2.12.2 - A Language and Environment. Disponível em <http://www.r-project.org>. Acesso em 10/05/2011.
- Valente, R. de M. 2005. O gênero *Celetes* Schoenherr, 1836 (Curculionidae: Eriirhininae): filogenia, sistemática e evolução com palmeiras hospedeiras. Tese de Doutorado – Universidade de São Paulo: 258 p.
- Vanin, S. A. 1973. Nova espécie do gênero *Anchylorhynchus* Schoenherr (Coleoptera, Curculionidae, Petalochilinae). *Revista Brasileira de Entomologia* **17**: 37-40.
- Vanin, S. A. 1995. Three new species of palm weevils from the Amazonian region (Coleoptera, Curculionidae). *Revista Brasileira de Entomologia* **39**: 871–881.
- Vaurie, P. 1954. Revision of the genera *Anchylorhynchus* and *Petalochilus* of the Petalochilinae (Coleoptera, Curculionidae). *American Museum Novitates* **1651**: 1–58.
- Viana, M. J. 1975. Revision de “Petalochilinae” argentinos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”* **5**: 1-57.
- Voss, E. 1943. Ein Überblick über die bisher bekannt gewordenen Arten der Gattung *Ancylorrhynchus* aus der Unterfamilie Petalochilinae (Col., Curc.). *Entomologische Blätter* **39**: 60-64.
- Wanat, M. 2007. Alignment and homology of male terminalia in Curculionoidea and other Coleoptera. *Invertebrate Systematics* **21**: 147.
- Wibmer, G. J., & O'Brien, C. W. 1986. Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of South America (Coleoptera: Curculionoidea). *Memoirs of the American Entomological Institute* **39**.
- Wilcox, D., Dove, B., McDavid, D., & Greer, D. 1995. UTHSCSA ImageTool. Versão 3.0. Disponível em <http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>. Acesso em 10/05/2011.

- Yu, Y., Harris, A. J., & He, X. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): A tool for inferring biogeographic histories. *Molecular phylogenetics and evolution* **56**: 848-50.
- Yu, Y., Harris, A. J., & He, X. 2011. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies). Disponível em <http://mnh.scu.edu.cn/soft/blog/RASP>. Acesso em 03/05/2011.

Discussão Geral e Conclusões

As análises filogenéticas utilizando caracteres contínuos simulados raramente recuperaram a filogenia esperada no capítulo 1. No capítulo 2, com dados reais, observou-se que a análise utilizando somente caracteres contínuos resultou em uma filogenia bastante diferente daquela utilizando os caracteres discretos. A maioria dos grupos mais bem suportados (segundo *bootstrapping*), contudo, também foram encontrados na análise com caracteres discretos.

As duas abordagens, portanto, indicam a necessidade de se avaliar o suporte dos ramos quando uma análise envolve somente caracteres contínuos. A análise da matriz real indica, ainda, que o suporte de Bremer relativo pode não ser adequado para esse fim.

A combinação dos caracteres contínuos e discretos em uma única matriz resultou em uma filogenia bastante semelhante àquela obtida somente com os caracteres discretos. A maioria dos ramos, contudo, obteve um suporte maior do que quando se utiliza somente os caracteres discretos, mesmo que os grupos não estivessem presentes na filogenia obtida somente com os caracteres contínuos.

Considerando-se que foi utilizada pesagem implícita em todas as análises com as matrizes reais, é possível que os caracteres contínuos altamente incongruentes entre si e com os caracteres discretos tenham sido extremamente penalizados e contribuído pouco para a topologia final. Esses resultados sugerem que a combinação dos dois tipos de caracteres, com o uso de algum tipo de pesagem contra caracteres homoplásticos, pode fornecer resultados melhores do que a análise em separado. Isso pode ser testado, adicionalmente, com mais simulações

que incorporem também caracteres discretos e com comparações que envolvam outra fonte de caracteres (por exemplo, estudos moleculares).

Resumo (Geral)

Recentemente, tornou-se acessível a análise filogenética com base em caracteres contínuos. Isso amplia a quantidade de caracteres que podem ser utilizados em análises filogenéticas baseadas em morfologia, mas não há ainda um consenso sobre como esse tipo de caráter deve ser codificado e analisado. Este trabalho analisa o uso de caracteres contínuos em filogenias com dois diferentes enfoques: simulações em computador e aplicação em uma análise com dados reais.

As simulações realizadas indicam que de fato pode-se recuperar filogenias com base em caracteres contínuos, com alguns cuidados. O mais importante deles é o uso de pesagem implícita. Mesmo com esse cuidado, os ramos pouco suportados podem ser incorretos, provavelmente devido a um efeito de atração de ramos longos. Na análise do gênero *Anchylorhynchus*, utilizei caracteres discretos e contínuos, em separado e combinados. As árvores obtidas com as matrizes separadas são bastante diferentes, e a árvore da matriz combinada é semelhante àquela obtida somente com os caracteres discretos. O suporte dos ramos, contudo, cresce com a adição dos caracteres contínuos. Os caracteres contínuos, portanto, não devem ser vistos como uma alternativa, mas como um acréscimo às análises tradicionais.

A revisão taxonômica de *Anchylorhynchus* resultou na descrição de nove espécies novas e reconhecimento de quatro sinônimos novos. O gênero resultou ser um grupo monofilético com um total de 24 espécies reconhecidas. Além disso, as informações sobre a biologia e a distribuição geográfica desses gorgulhos foi atualizada. Em conjunto com a filogenia obtida, essas informações basearam reconstruções biogeográficas e da associação histórica com as plantas hospedeiras.

Abstract (general)

Recently, phylogenetic analysis based on continuous characters was made accessible. This increases the pool of characters available for morphology-based phylogenetic analyses, but there is still no consensus on how this kind of characters should be coded and analyzed. In the present study, I assessed the use of continuous characters in phylogenies from two distinct perspectives: computer simulations and an application to real data.

The simulations indicate that one can indeed recover phylogenies based on continuous characters, given some precautions. The most important of them is the use of implied weighting. Even when this is done, poorly supported branches may be incorrect, probably due to long-branch attraction. For the phylogenetic analysis of *Anchylorhynchus*, I used both continuous and discrete characters, separately or combined. Trees obtained with separate matrices were significantly different, and the combined matrix resulted in a tree very similar to the tree obtained with discrete characters alone. Branch supports, however, increased with the addition of continuous characters. Continuous characters, therefore, should not be considered an alternative to traditional analyses. Rather, they should be added to discrete-character matrices.

The taxonomic revision of *Anchylorhynchus* resulted in nine new species described and four new synonyms recognized. The genus resulted to be a monophyletic group containing 24 recognized species. Moreover, the information on weevils' biology and geographical distribution was updated. Together with the phylogeny this information embased reconstructions of host relationships and biogeography.

Anexos

ANEXO 1

O script abaixo implementa as funções que foram utilizadas em todas as simulações. Ele está formatado de tal modo que pode ser copiado e colado diretamente no console do R. Seu funcionamento foi testado em Ubuntu Linux, de modo que podem ser necessárias pequenas mudanças para rodá-lo em Windows (especialmente nas funções que chamam o programa TNT). Deve-se trocar a palavra diretório dentro da função `setwd()` pela pasta que contém o executável do programa TNT, que é a mesma onde os arquivos de saída serão gravados.

```
rm(list=ls())
setwd("diretório")
library(ape)

#1 – Função que simula árvores ultramétricas
simul.tre<-function(ntax){
  # ntax = número de táxons terminais
  arvore<-rcoal(ntax-1, br=runif(ntax-2)) #fazer árvore ultramétrica sem outgroup
  comp.arv<-max(branching.times(arvore)) #calcula o comprimento total da raiz a algum terminal da árvore
  arvore$edge<-rbind(c(ntax+1, ntax), c(ntax+1, ntax+2), 2*as.numeric(arvore$edge>=ntax)+arvore$edge) #insere
do grupo externo
  ramo.int<-runif(1) #tira comprimento do ramo da raiz de uma distribuição uniforme
  arvore$edge.length<-c(ramo.int+comp.arv, ramo.int, arvore$edge.length) #adiciona comprimento dos novos
ramos
  arvore$edge.length<-arvore$edge.length/arvore$edge.length[1] #re-escalona comprimentos para total ficar igual a
1
  arvore$Nnode<-arvore$Nnode+1 #arruma número de nós
  arvore$tip.label<-LETTERS[ntax:1] #coloca nomes nos terminais
  arvore<-reorder(arvore, "p") #reordena
  return(arvore)} #retorna um objeto phylo

#2 - Função que simula médias dos terminais para cada caráter
simul.char<-function(arvore, nchar, MD="BM", SG=1, AP=1, TE=0, theta.dif=10, theta.rate=2){
  # arvore = filogenia (objeto phylo)
  # nchar = número de caracteres a serem simulados
  # modelo = "BM" (Brownian Motion) ou "OU" (Ornstein-Uhlenbeck)
  # SG = sigma
  # AP = alpha
  # TE = theta (um número, se for constante, ou "VAR", se for variável)
  # theta.dif = valor de theta após mudança, quando for variável
  # theta.rate = taxa de mudança de theta
  if(TE=="VAR"){
    func.theta<-function(arvore, thetadif=theta.dif, thetarate=theta.rate){ #função que calcula o valor de theta para
cada ramo, quando variável
      temp<-rTraitDisc(arvore, rate=thetarate, ancestor=T) #simula caráter discreto
      temp.tip<-temp[1:length(arvore$tip.label)]
      temp.node<-temp[(length(arvore$tip.label)+1):length(temp)] #separa valores dos terminais e dos nós
      temp.tip<-temp.tip[order(names(temp.tip))] #coloca em ordem alfabética
      names(temp.tip)<-seq(length(temp.tip), 1) #coloca os números dos terminais como nomes
      names(temp.node)<-seq((length(arvore$tip.label)+1), length(temp)) #coloca os números dos nós como nomes
      temp<-c(temp.tip, temp.node)
      rm("temp.tip", "temp.node") #volta a juntar tudo e apaga as variáveis temporárias
      temp<-temp[order(as.numeric(names(temp)))]
      temp<-temp[arvore$edge[, 2]]
      thet<-thetadif*(temp-1) #coloca os valores na ordem necessária
```

```

return(thet) #retorna um vetor com os valores de theta para cada ramo da árvore
}
caracteres<-replicate(nchar, rTraitCont(arvore, model=MD, sigma=as.double(SG), alpha=as.double(AP),
theta=as.double(func.theta(arvore)))) #faz a matriz de caracteres
return(caracteres) #retorna a matriz com valores dos caracteres (taxons nas linhas e caracteres nas colunas)
}
else{
caracteres<-replicate(nchar, rTraitCont(arvore, model=MD, sigma=as.double(SG), alpha=as.double(AP),
theta=as.double(TE))) #faz a matriz de caracteres
return(caracteres)} #retorna a matriz com valores dos caracteres (taxons nas linhas e caracteres nas colunas)
}

```

#3 Função que simula a amostragem de uma população com média fornecida pela matriz e sd escolhido

```

simul.pop<-function(caracteres, npop, desvpad=1){
#caracteres = matriz com valores médios (taxons nas linhas e caracteres nas colunas)
#npop = quantidade de indivíduos amostrados
#desvpad = desvio padrão dentro de cada população
dim.array<-c(dim(caracteres)[1], dim(caracteres)[2], npop)#guarda qual será a dimensão do array final
names.array<-list(taxa=rownames(caracteres), caracteres=NULL, individuos=NULL) #guarda nomes das espécies
dim(caracteres)<-c(length(caracteres), 1) # transformar matriz de caracteres em uma linha
amostrar<-function(media){rnorm(npop, media, desvpad)} #função para tirar npop réplicas de uma média
simulacoes<-array(data=t(apply(caracteres, 1, amostrar)), dim=dim.array, dimnames=names.array) #array com
taxons nas linhas, caracteres nas colunas e valores individuais na 3a dimensão
medias<-apply(simulacoes, c(1, 2), mean) #calcula média das amostras para cada espécie e caráter
erros<-apply(simulacoes, c(1, 2), sd)/sqrt(dim(simulacoes)[3]) #calcula erro padrão
return(array(data=c(medias-erros, medias+erros), dim=c(dim.array[-3], 2), dimnames=list(taxa=names.array[[1]],
caracteres=NULL, range=c("mínimo", "máximo"))))} # retorna um array com duas matrizes de caracteres- uma
para valores máximos e outra para valores mínimos

```

#4 - Função para re-escalonar caracteres para o intervalo 0-1 e transformá-los de número para texto

```

reesc<-function (array){
# array deve ser um array como o de saída da função simul.pop
reesc.char<- function (matriz){
matriz<-matriz-min(matriz) #move início para 0
matriz<-matriz/max(matriz) #move fim para 1
reescalados<-apply(array, c(2), reesc.char)
array[, , 1]<-reescalados[1:20, ]
array[, , 2]<-reescalados[21:40, ]
array<-format(round(array, digits=3), digits=3) #arredonda e transforma matriz de numérico para char
return(matrix(paste(array[, , 1], array[, , 2], sep="-"), nrow=dim(array)[1], dimnames=dimnames(array)[1:2]))
#junta máximos e mínimos em única célula
} #retorna uma matriz de táxons x caracteres no formato exigido pelo TNT

```

#5 - Função para criar arquivo para TNT

```

criar.tnt<-function(matriz.char, local=getwd(), imp=F, , impw=3, hora=Sys.time(), iteracao=1, iteracao.total=1){
#matriz.char = matriz de caracteres no formato exigido pelo TNT (saída da função reesc)
#local = pasta onde está o executável do TNT
#imp = T se a análise será com pesagem implícita e F se for com pesos iguais
#hora = horário de início do script, se quiser uma estimativa do tempo restante
#iteracao = valor da iteração atual
#iteracao.total = número total de iteracoes que serão feitas
write(paste("nstates cont;\n", "xread\n", dim(matriz.char)[2], " ", dim(matriz.char)[1], "\n", "&[continuous]",
sep=""), file=paste(local, "/entrada.tnt", sep=""))
write.table(matriz.char, file=paste(local, "/entrada.tnt", sep=""), append=T, quote=F, col.names=F) #inclui matriz
write(";", file=paste(local, "/entrada.tnt", sep=""), append=T)
if (imp) {write(paste("piwe =", impw, ";", sep=" "), file=paste(local, "/entrada.tnt", sep=""), append=T)}
write(paste("\n", "quote ", "Tempo desde o início = ", Sys.time()-hora, " ", attr(Sys.time()-hora, "units"), ";\nquote
", "ITERAÇÃO NÚMERO ", iteracao, ";", sep=""), if(iteracao-1){paste("quote ", "TEMPO RESTANTE ESTIMADO =
", (iteracao.total*(Sys.time()-hora)/(iteracao-1))-(Sys.time()-hora), " ", attr(Sys.time()-hora, "units"), ";\n", sep="")},
sep=""), file=paste(local, "/entrada.tnt", sep=""), append=T)
write(paste("taxname =;", "outgroup A;", "hold 1000;", "mult= tbr replic 200;", "nelsen *;", paste("tsave *", local,
"/arvore.tre;", sep=""), "save /;", "resample boot replications 500 cut 70;", "save /;", "quit;", sep="\n"),
file=paste(local, "/entrada.tnt", sep=""), append=T)}
# cria o arquivo com a matriz e os comandos necessários no TNT para rodar e salvar a árvore mais parcimoniosa e
o bootstrap

```

#6 - Função para chamar TNT

```

call.tnt<-function (local=getwd()){system(paste(paste(local, "/tnt", sep=""), "procedure", paste(local,
"/entrada.tnt", sep=""), sep=" "))}
#local = pasta onde está o executável do tnt (deve ser o mesmo do arquivo de entrada)

```

#7 - Função para ler árvores geradas pelo TNT

```

ler.tnt<-function(local=getwd(), arquivo="arvore.tre"){
#local = pasta onde está o arquivo com as árvores

```

```
#arquivo = nome do arquivo com as árvores
arvore2<-scan(file=paste(local, "/", arquivo, sep=""), what="character", skip=1, sep="_", comment.char="p") #lê
somente as linhas com árvores
arvore2<-gsub("\\*", "", arvore2) #essa linha e as seguintes transformam as árvores para newick
arvore2<-gsub(" ", "", arvore2)
arvore2<-gsub("\\(|\\(|", "\\(|", arvore2)
arvore2<-gsub(")", "\\)", arvore2)
return(arvore2)} #retorna as árvores em um vetor de texto, em formato newick
```

```
# 8 Função para transformar árvores para formato tnt
new2tnt<-function(vetor){
#vetor = vetor com duas árvores no formato newick
arv<-read.tree(text=vetor)
arv[[1]]$edge.length<-NULL
arv[[2]]$edge.length<-NULL
vetor[1]<-write.tree(arv[[1]])
vetor[2]<-write.tree(arv[[2]]) #até aqui, serve para remover comprimentos de ramos
vetor<-gsub("\\)", "", arvore2) #a partir daqui, transforma newick para tnt
vetor<-gsub("\\(|\\(|", "\\(|", arvore2)
vetor<-gsub(" ", "", arvore2)
vetor<-gsub(";", "", arvore2)
vetor<-gsub("\\)", "\\)", arvore2)
return(vetor)}
```

```
# 9 Função para escrever arquivo de árvores para o tnt
criar.tnt.tree<-function(arvores, matriz.ch, local=getwd()){
#arvores = vetor com as árvores já no formato de texto requerido pelo TNT
#matriz.ch = matriz de caracteres
#local = pasta onde o arquivo de árvores será gravada
write(paste("nstates cont;\n", "xread\n", dim(matriz.ch)[2], " ", dim(matriz.ch)[1], "\n", "&[continuous]", sep=""),
file=paste(local, "/consenso.tnt", sep="")) #inclui comandos TNT
write.table(matriz.char, file=paste(local, "/consenso.tnt", sep=""), append=T, quote=F, col.names=F) #inclui matriz
write(";\nncollapse -", file=paste(local, "/consenso.tnt", sep=""), append=T)
write(paste(";", "taxname =;", "tread", paste(paste(arvores[1], arvores[2], sep="*\n"), ";"),
"comcomp * 0 1;", sep="\n"), file=paste(local, "/consenso.tnt", sep=""), append=T)
write(paste(paste("tsave *", local, "/consenso.tre;", sep=""), "save /;", "quit;", sep="\n"), file=paste(local,
"/consenso.tnt", sep=""), append=T)
}
```

```
# 10 - Função para testar se duas árvores são topologicamente iguais
iguais<-function(vetor){
#vetor = vetor contendo duas árvores no formato newick
a1<-read.tree(text=vetor[1])
a2<-read.tree(text=vetor[2])
a1$edge.length<-NULL
all.equal.phylo(a1, a2, use.edge.length=F)}
```

```
# 11 - Função para criar o arquivo TNT para calcular a distância SPR entre duas árvores. Função new2tnt() já deve
estar na memória
spr.tnt<-function(vetor, local=getwd()){
#vetor = vetor contendo duas árvores no formato newick
#local = pasta onde está o executável do tnt
term<-read.tree(text=vetor[1])$tip.label
matriz<-matrix(data=1, nrow=length(term), dimnames=list(term, NULL)) #cria uma matriz qualquer
vetor<-new2tnt(vetor)
write(paste("xread\n", dim(matriz)[2], " ", dim(matriz)[1], "\n", sep=""), file=paste(local, "/spr.tnt", sep=""))
#inclui comandos TNT
write.table(matriz, file=paste(local, "/spr.tnt", sep=""), append=T, quote=F, col.names=F) #inclui matriz
write(";\nncollapse -", file=paste(local, "/spr.tnt", sep=""), append=T) #inclui comando para não colapsar nós em
consenso
write(paste(";", "taxname =;", "tread", paste(paste(vetor[1], vetor[2], sep="*\n"), ";"), sep="\n"), file=paste(local,
"/spr.tnt", sep=""), append=T) #inclui comandos
write(paste("macro=;", "var: dif;", "set dif sprdiff [1 0 200+3];", "log sprresult.txt;", "quote 'dif';", "log;", "quit;",
sep="\n"), file=paste(local, "/spr.tnt", sep=""), append=T) #inclui comandos para fazer o SPR
}
```

```
# 12 - Função para calcular a distância SPR entre duas árvores. spr.tnt() já deve estar na memória
spr<-function(vec, local=getwd()){
#vec = vetor contendo duas árvores em formato newick
#local = pasta que contém o executável do TNT
spr.tnt(vec, local=local)
system(paste(paste(local, "/tnt", sep=""), "procedure", paste(local, "/spr.tnt", sep=""), sep=" ")) #chama o TNT
scan("sprresult.txt")} #retorna a distância SPR entre as duas árvores
```

```
# 13 - Função para calcular o número de nós internos de uma árvore
nos<-function(arvre){read.tree(text=arvre)$Nnode} #retorna número de nós
#arvre = árvore em formato newick

# 14 - Função para gerar árvores ultramétricas com 4 terminais, A como outgroup e ramo interno variável
simul.tre.l<-function(l){
#l = comprimento do ramo na base de (B, C) ou (D, E)
arvore<-read.tree(text=paste("(A:1, ((B:0.5, C:0.5):", l, ", (D:0.5, E:0.5):", l, "):", 0.5-l, ");", sep=""))
return(arvore)} #retorna um objeto phylo
```

ANEXO 2

O script abaixo faz as simulações com movimento browniano e sigma constante. Está exemplificado para o caso de 50 caracteres, mas basta se trocar os valores indicados para se fazer as outras análises. É necessário que as funções do Anexo estejam na memória.

```
comeco<-Sys.time() #guarda o horário de início
resultados<-data.frame(arvore.inic=NA,arvore.MP=NA,arvore.boot=NA,imp=NA,modelo=NA,sigma=NA)
#iniciar o data.frame de resultados sem pesagem
resultados.imp<-resultados #iniciar o data.frame de resultados com pesagem
Nchar<-50 #indicar aqui Nchar
modelo<-"BM" #indicar aqui o modelo
sig<-c(0.01,0.05,0.10,0.20,0.30,0.40,0.50,0.60,0.70,0.80,0.90,1,2,5,10) #indicar aqui os valores de sigma testados
rept<-100 #indicar aqui o número de repetições por valor de sigma
arquiv<-"NCHAR50.RData" #indicar aqui nome do arquivo onde serão guardados os dados

for (i in 1:length(sig)){
  for (j in 1:rept){
    linha<-j+(i-1)*rept #calcula qual o número da iteração
    totais<-rept+(length(sig)-1)*rept

    #Árvores sem pesagem
    arvore<-simul.tre(20) #simula uma árvore com 20 terminais
    matriz<-simul.char(arvore,Nchar,sigma=sig[i]) #simula matriz com 100 caracteres
    simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
    matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escala matriz
    criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
    call.tnt() #chama tnt
    arvore2<-ler.tnt() #lê árvores geradas pelo tnt

    #faz árvores com pesagem
    arvore<-simul.tre(20) #simula uma árvore com 20 terminais
    matriz<-simul.char(arvore,Nchar,sigma=sig[i]) #simula matriz com 50 caracteres
    simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
    matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escala matriz
    criar.tnt(matriz.char,imp=T,hora=comeco,iteracao=linha,iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
    call.tnt() #chama tnt
    arvore3<-ler.tnt() #lê árvores geradas pelo tnt

    resultados[linha,]<-list(write.tree(arvore),arvore2[1],arvore2[2],imp=F,modelo,sig[i]) #guarda informações no
    data.frame
    resultados.imp[linha,]<-list(write.tree(arvore),arvore3[1],arvore3[2],imp=T,modelo,sig[i]) #guarda informações no
    data.frame

    save.image(file=arquiv)
  }
}
resultados<-rbind(resultados,resultados.imp)
rm("resultados.imp")
save.image(file=arquiv)

##COMPARAÇÃO ENTRE ÁRVORES
#1 - gerar vetor com dif SPR entre árvores mais parcimoniosas e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.MP)
inic.MP<-apply(teste,1,spr)
#2 - gerar vetor com dif SPR entre árvores de bootstrap e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.boot)
inic.boot<-apply(teste,1,spr)
# gerar vetor com número de nós de árvores de bootstrapping
Nnos<-apply(as.matrix(resultados$arvore.boot),1,nos)
#3 - construir dataframe com resultados
analise<-data.frame(MP=inic.MP,BT=inic.boot,nos=Nnos,resultados[4:length(resultados)])

save.image(file=arquiv)
```

ANEXO 3

O script abaixo faz as simulações com movimento browniano e sigma variável entre caracteres. É necessário que as funções do Anexo estejam na memória.

```
comeco<-Sys.time() #guarda o horário de início
resultados<-data.frame(arvore.inic=NA,arvore.MP=NA,arvore.boot=NA,imp=NA,modelo=NA,p=NA) #iniciar o
data.frame de resultados sem pesagem
resultados.imp<-resultados #iniciar o data.frame de resultados com pesagem
Nchar<-50 #indicar aqui Nchar
modelo<- "BM" #indicar aqui o modelo
rept<-100 #indicar aqui o número de repetições por valor de sigma
arquiv<- "SIGVARIABLE.RData" #indicar aqui nome do arquivo onde serão guardados os dados
for (i in 1:11){
  p<-(i-1)/10
  for (j in 1:rept){
    linha<-j+(i-1)*rept #calcula qual o número da iteração
    totais<-rept+(length(sig)-1)*rept

    #Árvores sem pesagem
    arvore<-simul.tre(20) #simula uma árvore com 20 terminais
    matriz<-matrix(nrow=Ntip(arvore),ncol=Nchar)
    for (sg in 1:Nchar){ #simula matriz com Nchar caracteres
      sig<-as.double(sample(c(0.2,1,2,5,10),prob=dbinom(0:4,4,p)))
      matriz[,sg]<-as.vector(simul.char(arvore,1,MD=modelo,SG=sig))
    }
    simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
    matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
    criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
    call.tnt() #chama tnt
    arvore2<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt

    #faz arvores com pesagem
    arvore<-simul.tre(20) #simula uma árvore com 20 terminais
    matriz<-matrix(nrow=Ntip(arvore),ncol=Nchar)
    for (sg in 1:Nchar){ #simula matriz com Nchar caracteres
      sig<-as.double(sample(c(0.2,1,2,5,10),prob=dbinom(0:4,4,p)))
      matriz[,sg]<-as.vector(simul.char(arvore,1,MD=modelo,SG=sig))
    }
    simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
    matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
    criar.tnt(matriz.char,imp=T,hora=comeco,iteracao=linha,iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
    call.tnt() #chama tnt
    arvore3<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
    resultados[linha,]<-list(write.tree(arvore),arvore2[1],arvore2[2],imp=F,modelo,p) #guarda informações no
    data.frame
    resultados.imp[linha,]<-list(write.tree(arvore),arvore3[1],arvore3[2],imp=T,modelo,p) #guarda informações no
    data.frame
    save.image(file=arquiv)
  }
}
resultados<-rbind(resultados,resultados.imp)
rm("resultados.imp")
save.image(file=arquiv)

##COMPARAÇÃO ENTRE ÁRVORES
#1 - gerar vetor com dif SPR entre árvores mais parcimoniosas e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.MP)
inic.MP<-apply(teste,1,spr)
#2 - gerar vetor com dif SPR entre árvores de bootstrap e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.boot)
inic.boot<-apply(teste,1,spr)
# gerar vetor com número de nós de árvores de bootstrapping
Nnos<-apply(as.matrix(resultados$arvore.boot),1,nos)
#3 - construir dataframe com resultados
analise<-data.frame(MP=inic.MP,BT=inic.boot,nos=Nnos,resultados[4:length(resultados)])
save.image(file=arquiv)
```


ANEXO 4

O script abaixo faz as simulações com movimento browniano e busca as árvores com base em vários valores de distorção. É necessário que as funções do Anexo estejam na memória. Ao fim do script para R, é indicado um script para TNT, que deve ser salvo à parte seguindo-se as instruções.

```
##MODIFICAÇÃO DA FUNÇÃO criar.tnt
criar.tnt<-function(matriz.char,local=getwd(),imp=F,hora,iteracao,tipo,impw=3){ #cria o arquivo necessário para
rodar no TNT, imp é se a análise será com implied weights ou não e impw é o valor de k - hora e linha são usados
para mostrar o progresso
write(paste("nstates cont;\n", "xread\n",dim(matriz.char)[2], " ",dim(matriz.char)[1], "\n", "&[continuous]",
sep=""), file=paste(local, "/entrada.tnt",sep="")) #inclui comandos TNT
write.table(matriz.char,file=paste(local, "/entrada.tnt",sep=""),append=T,quote=F,col.names=F) #inclui matriz
write(";",file=paste(local, "/entrada.tnt",sep=""),append=T)
write(paste("\n", "percentk ", impw,";\n",sep=""),file=paste(local, "/entrada.tnt",sep=""),append=T)
write(paste("\n", "piwe;", "\n", "quote ", " Tempo desde o início = ", Sys.time()-comeco, " ", attr(Sys.time()-
comeco, "units"), ";;\n quote ", "ITERAÇÃO NÚMERO
", iteracao, ";", sep=""),file=paste(local, "/entrada.tnt",sep=""),append=T)
write(paste("taxname =;", "outgroup A;", "hold 1000;", "mult= tbr replic 200;", "nelsen *:", paste("tsave *", local,
"/arvore.tre;", sep=""), "save /;", "resample boot replications 500 cut 70;", "save /;", "quit;", sep="\n"),
file=paste(local, "/entrada.tnt", sep=""), append=T)}

comeco<-Sys.time()
resultados<-data.frame(arvore.inic=NA, arvore.MP=NA, arvore.boot=NA, imp=NA, modelo=NA, P=NA, k=NA)
#iniciar o data.frame de resultados
resultados.imp<-resultados #iniciar o data.frame de resultados
Nchar<-50 #indicar aqui Nchar
modelo<- "BM" #indicar aqui o modelo
rept<-50 #indicar aqui o número de repetições por valor de sigma
arquiv<- "KVARIABEL.RData" #indicar aqui nome do arquivo onde serão guardados os dados
D<-c(seq(10,90,10)) #escolhe os valores de distorção
for (i in 1:length(D)){
for (j in 1:50){
linha<-j+(i-1)*rept #calcula qual o número da iteração
totais<-rept+(length(D)-1)*rept

#faz arvores com pesagem
arvore<-simul.tre(20) #simula uma árvore com 20 terminais
matriz<-simul.char(arvore,Nchar,SG=2) #simula matriz com 100 caracteres
simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
criar.tnt(matriz.char,imp=T,hora=comeco,iteracao=linha,iteracao.total=totais,impw=D[i]) #cria arquivo tnt
call.tnt() #chama tnt
arvore3<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
k<-scan("k.txt")
resultados[linha,]<-list(write.tree(arvore),arvore3[1],arvore3[2],imp=T,modelo,P[i],k) #guarda informações no
data.frame
save.image(file=arquiv)
}}
resultados<-rbind(resultados,resultados.imp)
rm("resultados.imp")
save.image(file=arquiv)

##COMPARAÇÃO ENTRE ÁRVORES
#1 - gerar vetor com dif SPR entre árvores mais parcimoniosas e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.MP)
inic.MP<-apply(teste,1,spr)

#2 - gerar vetor com dif SPR entre árvores de bootstrap e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.boot)
inic.boot<-apply(teste,1,spr)

# gerar vetor com número de nós de árvores de bootstrapping
Nnos<-apply(as.matrix(resultados$arvore.boot),1,nos)
```

```
#3 - construir dataframe com resultados
analise<-data.frame(MP=inic.MP,BT=inic.boot,nos=Nnos,resultados[4:length(resultados)])
save.image(file=arquiv)
```

O script abaixo, adaptado de Mirande, 2009 deve ser salvo com o nome percentk.run na pasta do executável do tnt

```
macro=; /* ativa linguagem de macro */
var: peso; /* declara variável que conterá o peso do caráter médio */
set peso %1; /* define peso do caráter médio como primeiro argumento */
var: kref;
/* BUSQUEDA DE UN ARBOL CON PESOS IGUALES */
/* DETERMINACION DE PASOS DE UN CARACTER "PROMEDIO" */
var: longmin pasosmin dif pasosmed; /* declara variáveis para calcular passos de um caráter médio)
rse 0; /* escolhe o horário atual como random seed */
piwe-; /* desliga pesagem implícita */
k 0; /* limpa as árvores da memória */
hold 1000; /* guarda até 100 árvores na memória */
mult= tbr replic 200 hold 100; /* busca a melhor árvore */
set longmin length [0];
set pasosmin minsteps;
set dif ('longmin'-'pasosmin');
set pasosmed ('dif'/'pasosmin'); /* passos de um caráter "medio" */
set kref ('pasosmed'*('peso'/100)/(1-('peso'/100))); /*calcula o valor de k*/
log k.txt;
quote "kref";
log;
piwe ='kref';
quote k = 'kref';
quote P = %1;
proc;
```

ANEXO 5

O script abaixo faz as simulações com processo de Ornstein-Uhlenbeck, com valor de θ constante, para vários valores de α . É necessário que as funções do Anexo estejam na memória.

```
comeco<-Sys.time()
resultados<-data.frame(arvore.inic=NA, arvore.MP=NA, arvore.boot=NA, imp=NA, modelo=NA, sigma=NA,
alpha=NA) #iniciar o data.frame de resultados
resultados.imp<-resultados #iniciar o data.frame de resultados
Nchar<-100 #indicar aqui Nchar
modelo<-"OU" #indicar aqui o modelo
rept<-100 #indicar aqui o número de repetições por valor de alfa
sig<-2
alp<-seq(1, 2, 0.2)
arquiv<-"ALFAVARIABEL.RData" #indicar aqui nome do arquivo onde serão guardados os dados
for (i in 1:length(alp)){
  for (j in 1:rept){
    linha<-j+(i-1)*rept #calcula qual o número da iteração
    totais<-rept+(length(alp)-1)*rept

    #faz arvores sem pesagem
    arvore<-simul.tre(20) #simula uma árvore com 20 terminais
    matriz<-simul.char(arvore, Nchar, SG=sig, AP=alp[i]) #simula matriz com 100 caracteres
    simulacao<-simul.pop(matriz, 20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
    matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
    criar.tnt(matriz.char, hora=comeco, iteracao=linha, iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
    call.tnt() #chama tnt
    arvore2<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt

    #faz arvores com pesagem
    arvore<-simul.tre(20) #simula uma árvore com 20 terminais
    matriz<-simul.char(arvore, Nchar, SG=sig, AP=alp[i]) #simula matriz com 100 caracteres
    simulacao<-simul.pop(matriz, 20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
    matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
    criar.tnt(matriz.char, imp=T, hora=comeco, iteracao=linha, iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
    call.tnt() #chama tnt
    arvore3<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
    resultados[linha, ]<-list(write.tree(arvore), arvore2[1], arvore2[2], imp=F, modelo, sig, alp[i]) #guarda
    informações no data.frame
    resultados.imp[linha, ]<-list(write.tree(arvore), arvore3[1], arvore3[2], imp=T, modelo, sig, alp[i]) #guarda
    informações no data.frame
    save.image(file=arquiv)
  }
}
resultados<-rbind(resultados, resultados.imp)
rm("resultados.imp")
save.image(file=arquiv)

##COMPARAÇÃO ENTRE ÁRVORES
#1 - gerar vetor com dif SPR entre árvores mais parcimoniosas e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic, resultados$arvore.MP)
inic.MP<-apply(teste, 1, spr)
#2 - gerar vetor com dif SPR entre árvores de bootstrap e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic, resultados$arvore.boot)
inic.boot<-apply(teste, 1, spr)
# gerar vetor com número de nós de árvores de bootstrapping
Nnos<-apply(as.matrix(resultados$arvore.boot), 1, nos)

#3 - construir dataframe com resultados
analise<-data.frame(MP=inic.MP, BT=inic.boot, nos=Nnos, resultados[4:length(resultados)])
save.image(file=arquiv)
```

ANEXO 6

O script abaixo faz as simulações com modelo complexo. É necessário que as funções do Anexo estejam na memória.

```
comeco<-Sys.time()
resultados<-data.frame(arvore.inic=NA,arvore.MP=NA,arvore.boot=NA,imp=NA) #iniciar o data.frame de
resultados
resultados.imp<-resultados #iniciar o data.frame de resultados
modelo<-"OU" #indicar aqui o modelo
Nchar<-100
rept<-100
arquiv<-"TUDO.RData" #indicar aqui nome do arquivo onde serão guardados os dados
for (i in 1:rept){
  linha<-i
  totais<-100

  #faz arvores sem pesagem
  arvore<-simul.tre(20) #simula uma árvore com 20 terminais
  matriz<-matrix(nrow=Ntip(arvore),ncol=Nchar)
  for (j in 1:Nchar){
    sig<-as.double(rgamma(Nedge(arvore),5))
    alp<-as.double(runif(Nedge(arvore),0,2))
    t.dif<-as.double(rgamma(Nedge(arvore),5))
    t.rate<-as.double(rgamma(1,2))
    if(t.rate){te<-"VAR"} else{te<-0}
    matriz[,j]<-as.vector(simul.char(arvore,1,MD=modelo,SG=sig,AP=alp,TE=te,theta.dif=t.dif,theta.rate=t.rate))
  }
  simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
  matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
  criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
  call.tnt() #chama tnt
  arvore2<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt

  #faz arvores com pesagem
  arvore<-simul.tre(20) #simula uma árvore com 20 terminais
  matriz<-matrix(nrow=Ntip(arvore),ncol=Nchar)
  for (j in 1:Nchar){
    sig<-as.double(rgamma(Nedge(arvore),5))
    alp<-as.double(runif(Nedge(arvore),0,2))
    t.dif<-as.double(rgamma(Nedge(arvore),5))
    t.rate<-as.double(rgamma(1,2))
    if(t.rate){te<-"VAR"} else{te<-0}
    matriz[,j]<-as.vector(simul.char(arvore,1,MD=modelo,SG=sig,AP=alp,TE=te,theta.dif=t.dif,theta.rate=t.rate))
  }
  simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
  matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
  criar.tnt(matriz.char,imp=T,hora=comeco,iteracao=linha,iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
  call.tnt() #chama tnt
  arvore3<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
  resultados[linha,]<-list(write.tree(arvore),arvore2[1],arvore2[2],imp=F) #guarda informações no data.frame
  resultados.imp[linha,]<-list(write.tree(arvore),arvore3[1],arvore3[2],imp=T) #guarda informações no data.frame
  save.image(file=arquiv)
}
resultados<-rbind(resultados,resultados.imp)
rm("resultados.imp")
save.image(file=arquiv)

##COMPARAÇÃO ENTRE ÁRVORES

#1 - gerar vetor com dif SPR entre árvores mais parcimoniosas e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.MP)
inic.MP<-apply(teste,1,spr)

#2 - gerar vetor com dif SPR entre árvores de bootstrap e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.boot)
inic.boot<-apply(teste,1,spr)

# gerar vetor com número de nós de árvores de bootstrapping
Nnos<-apply(as.matrix(resultados$arvore.boot),1,nos)
```

```
#3 - construir dataframe com resultados  
analise<-data.frame(MP=inic.MP,BT=inic.boot,nos=Nnos,resultados[4:length(resultados)])  
save.image(file=arquiv)
```

ANEXO 7

O script abaixo faz as simulações de atração de ramos longos. É necessário que as funções do Anexo estejam na memória.

```
## 1 Brownian Motion sigma = 0.1
load(file="BM01.RData")
sig<-0.1
comeco<-Sys.time()
l<-c(seq(0.01,0.1,0.01),0.2,0.25)
Nchar<-seq(20,200,20)
resultados.imp<-data.frame(arvore.inic=NA,arvore.MP=NA,imp=NA,l=NA,Nchar=NA) #iniciar o data.frame de resultados
resultados.2<-data.frame(arvore.inic=NA,arvore.MP=NA,imp=NA,l=NA,Nchar=NA) #iniciar o data.frame de resultados
modelo<-"BM" #indicar aqui o modelo
setwd("/home/bruno/Documents/simulcont/ramoslongos")
for (co in 1:length(l)){
  for (ca in 1:length(Nchar)){
    for (i in 1:100){
      linha<-i+100*(ca-1)+100*(length(Nchar))*(co-1)
      totais<-100+100*(length(Nchar)-1)+100*length(Nchar)*(length(l)-1)
      #faz arvores sem pesagem
      arvore<-simul.tre.l(l[co]) #simula uma árvore com 20 terminais
      matriz<-simul.char(arvore,Nchar[ca],MD=modelo,SG=sig) #simula matriz com 100 caracteres
      simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
      matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escala matriz
      criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
      call.tnt() #chama tnt
      arvore2<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
      #faz arvores com pesagem
      arvore<-simul.tre.l(l[co]) #simula uma árvore com 20 terminais
      matriz<-simul.char(arvore,Nchar[ca],MD=modelo,SG=sig) #simula matriz com 100 caracteres
      simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
      matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escala matriz
      criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,imp=T, iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
      call.tnt() #chama tnt
      arvore3<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
      cat("ITERAÇÃO NÚMERO",linha,"\n")
      if(linha-1){ cat("TEMPO RESTANTE",((totais*(Sys.time()-comeco)/(linha-1))-(Sys.time()-comeco)),attr(Sys.time()-comeco,"units"))}
      resultados.2[linha-10000,<-list(write.tree(arvore),arvore2,imp=F,l=l[co],Nchar=Nchar[ca]) #guarda informações no data.frame
      resultados.imp[linha-10000,<-list(write.tree(arvore),arvore3,imp=T,l=l[co],Nchar=Nchar[ca]) #guarda informações no data.frame
      save.image(file="BM01.RData")
    }}
  resultados<-rbind(resultados,resultados.2,resultados.imp)
  rm("resultados.imp","resultados.2")
  save.image(file="BM01.RData")
  ##COMPARAÇÃO ENTRE ÁRVORES
  #1 - gerar vetor lógico de comparação entre árvores mais parcimoniosas e originais
  teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.MP)
  inic.MP<-apply(teste,1,iguais)
  #3 - construir dataframe com resultados
  analise<-data.frame(igual=inic.MP,imp=resultados$imp,l=resultados$l,Nchar=resultados$Nchar)
  tempo.total<-Sys.time()-comeco
  save.image(file="BM01.RData")

## 1 Brownian Motion sigma = 2
load(file="BM2.RData")
sig<-2
comeco<-Sys.time()
l<-c(seq(0.01,0.1,0.01),0.2,0.25)
Nchar<-seq(20,200,20)
resultados.imp<-data.frame(arvore.inic=NA,arvore.MP=NA,imp=NA,l=NA,Nchar=NA) #iniciar o data.frame de resultados
resultados.2<-data.frame(arvore.inic=NA,arvore.MP=NA,imp=NA,l=NA,Nchar=NA) #iniciar o data.frame de resultados
modelo<-"BM" #indicar aqui o modelo
setwd("/home/bruno/Documents/simulcont/ramoslongos")
```

```

for (co in 1:length(l)){
  for (ca in 1:length(Nchar)){
    for (i in 1:100){
      linha<-i+100*(ca-1)+100*(length(Nchar))*(co-1)
      totais<-100+100*(length(Nchar)-1)+100*length(Nchar)*(length(l)-1)
      #faz arvores sem pesagem
      arvore<-simul.tre.l(l[co]) #simula uma árvore com 20 terminais
      matriz<-simul.char(arvore,Nchar[ca],MD=modelo,SG=sig) #simula matriz com 100 caracteres
      simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
      matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
      criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
      call.tnt() #chama tnt
      arvore2<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
      #faz arvores com pesagem
      arvore<-simul.tre.l(l[co]) #simula uma árvore com 20 terminais
      matriz<-simul.char(arvore,Nchar[ca],MD=modelo,SG=sig) #simula matriz com 100 caracteres
      simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
      matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
      criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,imp=T, iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
      call.tnt() #chama tnt
      arvore3<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
      cat("ITERAÇÃO NÚMERO",linha,"n")
      if(linha-1){ cat("TEMPO RESTANTE",((totais*(Sys.time()-comeco)/(linha-1))-(Sys.time()-
      comeco)),attr(Sys.time()-comeco,"units"))}
      resultados.2[linha-10000,]<-list(write.tree(arvore),arvore2,imp=F,l=l[co],Nchar=Nchar[ca]) #guarda informações
      no data.frame
      resultados.imp[linha-10000,]<-list(write.tree(arvore),arvore3,imp=T,l=l[co],Nchar=Nchar[ca]) #guarda
      informações no data.frame
      save.image(file="BM2.RData")
    }}
    resultados<-rbind(resultados,resultados.2,resultados.imp)
    rm("resultados.imp",resultados.2)
    save.image(file="BM2.RData")
    ##COMPARAÇÃO ENTRE ÁRVORES
    #1 - gerar vetor lógico de comparação entre árvores mais parcimoniosas e originais
    teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.MP)
    inic.MP<-apply(teste,1,iguais)
    #3 - construir dataframe com resultados
    analise<-data.frame(igual=inic.MP,imp=resultados$imp,l=resultados$l,Nchar=resultados$Nchar)
    tempo.total<-Sys.time()-comeco
    save.image(file="BM2.RData")

    ## 1 OU sigma = 2, alpha = 2
    load(file="OU2.RData")
    sig<-2
    alf<-2
    comeco<-Sys.time()
    l<-c(seq(0.01,0.1,0.01),0.2,0.25)
    Nchar<-seq(20,200,20)
    resultados.imp<-data.frame(arvore.inic=NA,arvore.MP=NA,imp=NA,l=NA,Nchar=NA) #iniciar o data.frame de
    resultados
    resultados.2<-data.frame(arvore.inic=NA,arvore.MP=NA,imp=NA,l=NA,Nchar=NA) #iniciar o data.frame de
    resultados
    modelo<- "OU" #indicar aqui o modelo
    setwd("/home/bruno/Documents/simulcont/ramoslongos")
    for (co in 1:length(l)){
      for (ca in 1:length(Nchar)){
        for (i in 1:100){
          linha<-i+100*(ca-1)+100*length(Nchar)*(co-1)
          totais<-100+100*(length(Nchar)-1)+100*length(Nchar)*(length(l)-1)
          #faz arvores sem pesagem
          arvore<-simul.tre.l(l[co]) #simula uma árvore com 20 terminais
          matriz<-simul.char(arvore,Nchar[ca],MD=modelo,SG=sig,AP=alf) #simula matriz com 100 caracteres
          simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
          matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
          criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
          call.tnt() #chama tnt
          arvore2<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
          #faz arvores com pesagem
          arvore<-simul.tre.l(l[co]) #simula uma árvore com 20 terminais
          matriz<-simul.char(arvore,Nchar[ca],MD=modelo,SG=sig,AP=alf) #simula matriz com 100 caracteres
          simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
          matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
          criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,imp=T, iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt

```

```

call.tnt() #chama tnt
arvore3<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
cat("ITERAÇÃO NÚMERO",linha,"\n")
if(linha-1){ cat("TEMPO RESTANTE",((totais*(Sys.time()-comeco)/(linha-1))-(Sys.time()-
comeco)),attr(Sys.time()-comeco,"units"))}
resultados.2[linha-10000,<-list(write.tree(arvore),arvore2,imp=F,l=l[co],Nchar=Nchar[ca]) #guarda informações
no data.frame
resultados.imp[linha-10000,<-list(write.tree(arvore),arvore3,imp=T,l=l[co],Nchar=Nchar[ca]) #guarda
informações no data.frame
save.image(file="OU2.RData")
}}}
resultados<-rbind(resultados,resultados.2,resultados.imp)
rm("resultados.imp","resultados.2")
save.image(file="OU2.RData")
##COMPARAÇÃO ENTRE ÁRVORES
#1 - gerar vetor lógico de comparação entre árvores mais parcimoniosas e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.MP)
inic.MP<-apply(teste,1,iguais)
#3 - construir dataframe com resultados
analise<-data.frame(igual=inic.MP,imp=resultados$imp,l=resultados$l,Nchar=resultados$Nchar)
tempo.total<-Sys.time()-comeco
save.image(file="OU2.RData")

## 1 OU sigma = 2, alpha = 1
load(file="OU1.RData")
sig<-2
alf<-1
comeco<-Sys.time()
l<-c(seq(0.01,0.1,0.01),0.2,0.25)
Nchar<-seq(20,200,20)
resultados.imp<-data.frame(arvore.inic=NA,arvore.MP=NA,imp=NA,l=NA,Nchar=NA) #iniciar o data.frame de
resultados
resultados.2<-data.frame(arvore.inic=NA,arvore.MP=NA,imp=NA,l=NA,Nchar=NA) #iniciar o data.frame de
resultados
modelo<- "OU" #indicar aqui o modelo
setwd("/home/bruno/Documents/simulcont/ramoslongos")
for (co in 1:length(l)){
  for (ca in 1:length(Nchar)){
    for (i in 1:100){
      linha<-i+100*(ca-1)+100*(length(Nchar))*(co-1)
      totais<-100+100*(length(Nchar)-1)+100*length(Nchar)*(length(l)-1)
      #faz arvores sem pesagem
      arvore<-simul.tre.l(l[co]) #simula uma árvore com 20 terminais
      matriz<-simul.char(arvore,Nchar[ca],MD=modelo,SG=sig,AP=alf) #simula matriz com 100 caracteres
      simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
      matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
      criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
      call.tnt() #chama tnt
      arvore2<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
      #faz arvores com pesagem
      arvore<-simul.tre.l(l[co]) #simula uma árvore com 20 terminais
      matriz<-simul.char(arvore,Nchar[ca],MD=modelo,SG=sig,AP=alf) #simula matriz com 100 caracteres
      simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
      matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
      criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,imp=T, iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
      call.tnt() #chama tnt
      arvore3<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
      cat("ITERAÇÃO NÚMERO",linha,"\n")
      if(linha-1){ cat("TEMPO RESTANTE",((totais*(Sys.time()-comeco)/(linha-1))-(Sys.time()-
comeco)),attr(Sys.time()-comeco,"units"))}
      resultados.2[linha-10000,<-list(write.tree(arvore),arvore2,imp=F,l=l[co],Nchar=Nchar[ca]) #guarda informações
no data.frame
      resultados.imp[linha-10000,<-list(write.tree(arvore),arvore3,imp=T,l=l[co],Nchar=Nchar[ca]) #guarda
informações no data.frame
      save.image(file="OU1.RData")
      }}}
resultados<-rbind(resultados,resultados.2,resultados.imp)
rm("resultados.imp","resultados.2")
save.image(file="OU1.RData")
##COMPARAÇÃO ENTRE ÁRVORES
#1 - gerar vetor lógico de comparação entre árvores mais parcimoniosas e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.MP)
inic.MP<-apply(teste,1,iguais)
#3 - construir dataframe com resultados

```



```

analise<-data.frame(igual=inic.MP,imp=resultados$imp,l=resultados$l,Nchar=resultados$Nchar)
tempo.total<-Sys.time()-comeco
save.image(file="OU1.RData")

## modelo complexo
l<-c(seq(0.01,0.1,0.01),0.2,0.25)
Nchar<-seq(20,200,20)
comeco<-Sys.time()
resultados<-data.frame(arvore.inic=NA,arvore.MP=NA,imp=NA,l=NA,Nchar=NA) #iniciar o data.frame de
resultados
resultados.imp<-resultados #iniciar o data.frame de resultados
modelo<-"OU" #indicar aqui o modelo
setwd("/home/bruno/Documentos/simulcont/ramoslongos")
for (ca in 1:length(Nchar)){
  for (co in 1:length(l)){
    for (i in 1:100){
      linha<-i+100*(co-1)+100*(length(l))*(ca-1)
      totais<-100+100*(length(l)-1)+100*length(l)*(length(Nchar)-1)
      #faz arvores sem pesagem
      arvore<-simul.tre.l(l[co]) #simula uma árvore com 20 terminais
      matriz<-matrix(nrow=Ntip(arvore),ncol=Nchar[ca])
      for (j in 1:Nchar[ca]){
        sig<-as.double(rgamma(Nedge(arvore),5))
        alp<-as.double(runif(Nedge(arvore),0,2))
        t.dif<-as.double(rgamma(Nedge(arvore),5))
        t.rate<-as.double(rgamma(1,2))
        if(t.rate){te<-"VAR"} else {te<-0}
        matriz[j]<-as.vector(simul.char(arvore,1,MD=modelo,SG=sig,AP=alp,TE=te,theta.dif=t.dif,theta.rate=t.rate))
        #simula matriz com 100 caracteres
      }
      rownames(matriz)<-rownames(simul.char(arvore,2))
      simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
      matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
      criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
      call.tnt() #chama tnt
      arvore2<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
      #faz arvores com pesagem
      arvore<-simul.tre.l(l[co]) #simula uma árvore com 20 terminais
      matriz<-matrix(nrow=Ntip(arvore),ncol=Nchar[ca])
      for (j in 1:Nchar[ca]){
        sig<-as.double(rgamma(Nedge(arvore),5))
        alp<-as.double(runif(Nedge(arvore),0,2))
        t.dif<-as.double(rgamma(Nedge(arvore),5))
        t.rate<-as.double(rgamma(1,2))
        if(t.rate){te<-"VAR"} else {te<-0}
        matriz[j]<-as.vector(simul.char(arvore,1,MD=modelo,SG=sig,AP=alp,TE=te,theta.dif=t.dif,theta.rate=t.rate))
        #simula matriz com 100 caracteres
      }
      rownames(matriz)<-rownames(simul.char(arvore,2))
      simulacao<-simul.pop(matriz,20) #simula amostragem de 20 indivíduos por terminal e sd=1
      matriz.char<-reesc(simulacao) #re-escalona matriz
      criar.tnt(matriz.char,hora=comeco,iteracao=linha,imp=T, iteracao.total=totais) #cria arquivo tnt
      call.tnt() #chama tnt
      arvore3<-ler.tnt() #lê arvores geradas pelo tnt
      cat("ITERAÇÃO NÚMERO",linha,"n")
      if(linha-1){cat("TEMPO RESTANTE",((totais*(Sys.time()-comeco)/(linha-1))-(Sys.time()-
comeco)),attr(Sys.time()-comeco,"units"))}
      resultados[linha,<-list(write.tree(arvore),arvore2,imp=F,l=l[co],Nchar=Nchar[ca]) #guarda informações no
data.frame
      resultados.imp[linha,<-list(write.tree(arvore),arvore3,imp=T,l=l[co],Nchar=Nchar[ca]) #guarda informações no
data.frame
      save.image(file="TUDO.RData")
    } } }
resultados<-rbind(resultados,resultados.imp)
rm("resultados.imp")
save.image(file="TUDO.RData")
##COMPARAÇÃO ENTRE ÁRVORES
#1 - gerar vetor lógico de comparação entre árvores mais parcimoniosas e originais
teste<-cbind(resultados$arvore.inic,resultados$arvore.MP)
inic.MP<-apply(teste,1,iguais)
#3 - construir dataframe com resultados
analise<-data.frame(igual=inic.MP,imp=resultados$imp,l=resultados$l,Nchar=resultados$Nchar)
tempo.total<-Sys.time()-comeco
save.image(file="TUDO.RData")

```